



Co-funded by
the European Union



National University of Water
and Environmental
Engineering

Міністерство освіти і науки України
Національний університет водного господарства та
природокористування

З. М. Буднік, О. В. Варжель

**ПОПУЛЯЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ.
Конспект лекцій**

Навчально-методичний посібник

Рівне – 2024



Co-funded by
the European Union



National University of Water
and Environmental
Engineering

УДК 574.3
Б90

Рецензенти:

Прищепя Алла Миколаївна, доктор сільськогосподарських наук, директор Навчально-наукового інституту агроекології НУВГП, м. Рівне;

Бедункова Ольга Олександрівна, доктор біологічних наук професор кафедри екології, технології захисту та лісового господарства НУВГП, м. Рівне.

*Рекомендовано науково-методичною радою Національного університету водного господарства та природокористування.
Протокол № 7 від 3 липня 2024 р.*

Буднік З. М., Варжель О. В.

Б90 Популяційна екологія. Конспект лекцій : навч.-метод. посіб. – Рівне : НУВГП, 2024. – 92 с.

ISBN 978-966-327-606-9

У навчально-методичному посібнику викладено матеріали за формою конспекту лекцій з дисципліни «Популяційна екологія».

Навчальний посібник призначено для здобувачів вищої освіти першого «бакалаврського» та другого «магістерського» рівнів, які навчаються за освітньо-професійними програмами спеціальностей НУВГП денної та заочної форм навчання.

УДК 574.3

ISBN 978-966-327-606-9

© З. М. Буднік, О. В. Варжель, 2024

© Національний університет
водного господарства та
природокористування, 2024

ЗМІСТ

Вступ	4
Тема 1. Популяційна екологія, як розділ загальної екології	5
Тема 2. Популяція, поняття, характеристика та структура	14
Тема 3. Енергетичний баланс популяцій	25
Тема 4. Екологія та географія популяцій. Територіальні закономірності популяцій	34
Тема 5. Динаміка та еволюція популяцій	53
Тема 6. Взаємодія популяцій	64
Тема 7. Адаптація популяцій. Біогеоценоз та екосистема	69
Рекомендована література	91

ВСТУП

Популяційна екологія є однією з фундаментальних дисциплін у сучасній біології та екології. Вона зосереджується на дослідженні популяцій – груп особин одного виду, які населяють певну територію і взаємодіють між собою. Ця дисципліна дозволяє зрозуміти, як популяції реагують на зміни в оточуючому середовищі, як вони пристосовуються до умов життя та як змінюється їх чисельність у часі та просторі.

Знання популяційної екології є критично важливими для вирішення багатьох екологічних і соціально-економічних проблем сучасності. Вони допомагають у збереженні біорізноманіття, управлінні природними ресурсами, плануванні заходів щодо охорони навколишнього середовища та прогнозуванні змін у екосистемах.

Основною метою цього курсу є надання студентам ґрунтовних знань про принципи і закономірності популяційної екології, а також розвиток навичок аналізу і моделювання популяційних процесів. Ви дізнаєтеся про основні типи популяційної динаміки, взаємодію видів у популяціях, фактори, що впливають на народжуваність і смертність, а також про методи дослідження популяцій.

Популяційна екологія досліджує популяції організмів як основні одиниці біологічного різноманіття та еволюції. Знання про популяційну динаміку, структуру та взаємодію видів у популяціях є основою для розуміння процесів, що відбуваються в екосистемах, і для розробки заходів щодо їхнього збереження. Ця дисципліна забезпечує наукову базу для прийняття обґрунтованих рішень у сфері охорони природи, управління природними ресурсами та екологічної політики.

ТЕМА 1

**ПОПУЛЯЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ, ЯК РОЗДІЛ ЗАГАЛЬНОЇ
ЕКОЛОГІЇ**

1. Поняття «Популяційна екологія». Мета, об'єкт, предмет та завдання курсу
2. Історія становлення популяційної екології
3. Популяційний підхід до вивчення всього живого
4. Закони, аксіоми, принципи, правила популяційної екології

1.1. Поняття «Популяційна екологія». Мета, об'єкт, предмет та завдання курсу

Розділ загальної екології, що вивчає структурні та функціональні характеристики, динаміку чисельності популяцій, внутрішньопопуляційні угруповання та їхні взаємовідносини, а також умови, за яких формуються популяції, називають *популяційною екологією або демекологією*. Таким чином, *предметом* вивчення демекології є популяції та процеси, які відбуваються в них.

Слово популяція походить від латинського, що означає *народ, населення*. Для більш повного сприйняття терміна «популяція» необхідно насамперед з'ясувати поняття «ареалу» – того простору, в межах якого в природі існує певний вид. Кожний вид організму має своє поширення в просторі і часі. Організми, що належать до одного виду, займають певну територію, або *ареал*. *Ареал* – це ділянка поширення на земній поверхні систематичної групи живих організмів або угруповань.

Ареали можуть мати різний вигляд (форму) та змінюватися в часі під впливом як природних факторів, так і в результаті господарської діяльності людини. Для більшості видів живих організмів (прикріплені організми – гриби, рослини, деякі тварини; мікроорганізми тощо), що постійно населяють одну і ту саму територію, визначення видового ареалу досить чітке та однозначне.

Дещо Ареали за своєю формою можуть бути *суцільними* та *переривистим* (диз'юнктивним), *мозаїчними* та *мереживними*, або *стрічковими*.

Суцільний ареал – це такий, що не переривається ніякими

особливими фізико-географічними, біологічними чи іншими перешкодами. Такий тип ареалу характерний для видів-убіквістів, які пристосовуються до будь-яких умов. Наприклад, ареал хатньої мухи, таргана, сірого пацюка, кульбаби, подорожника та деяких інших видів простягаються майже по всьому світу.

Диз'юнктивний ареал характеризується тим, що простір, який займає вид, розпадається на декілька відокремлених територій, настільки віддалених, що обмін насінням, спорами та рухомими організмами повністю неможливий. Наприклад, такий ареал відомий у зайця-біляка, який населяє Європу, острови Ісландії, Ірландію та північну частину Великобританії й інші території. Класичним прикладом переривистого ареалу є блакитна сорока, яка мешкає на Далекому Сході та на Піренейському півострові.

Мозаїчний ареал складається з невеличких територій, що за своїми умовами сприятливі для життя організмів. **Мереживний ареал**, навпаки, включає в себе території, що не заселені організмами через несприятливі умови.

У деяких видів у межах їхнього ареалу можна виділити території, де спостерігається концентрація організмів, групи яких до певної міри відокремлені одна від одної. При достатній ізоляції цих груп та деяких інших характеристиках саме вони можуть бути названі популяціями.

Популяцією називають сукупність особин одного виду, які здатні до вільного схрещування, протягом тривалого часу (великої кількості поколінь) населяють певний простір (територію), а також вона відділена від сусідніх подібних сукупностей особин тими чи іншими формами ізоляції.

Популяція характеризується багатьма ознаками. Вона має «біологічні особливості», що властиві кожному організму, який входить до її складу, та «групові особливості», які є унікальними характеристиками, що виникають тільки за умов утворення сукупності організмів. Для популяцій як еколого-біологічного явища характерні певні ознаки (показники): чисельність, щільність, народжуваність, смертність, виживання та ряд структур (просторова, вікова, статева, генетична та ін.).

Предметом досліджень демекології є взаємодія організмів як одної, так і різних популяцій з оточуючим середовищем.

Основними завданнями демекології є:

- дослідження морфо-фізіологічних особливостей популяцій, їх вікового складу, чисельності та щільності;
- поширення і характеру розселення та поведінки тварин;
- вивчення внутрішньопопуляційних і міжпопуляційних відносин;
- стимулюючі та лімітуючі фактори розвитку популяції тощо.

Знання про популяцію особливо поглибилися після того, як сформувалась популяційна генетика, а в систематиці вид стали розглядати як складну систему.

Популяційна екологія має безпосередній зв'язок із ботанікою, зоологією, фізіологією, анатомією, ембріологією, загальною біологією. Дисципліна, у свою чергу, є науково-практичною базою для селекції і розведення, рибництва, звірівництва, скотарства та інших галузевих дисциплін. Щодо популяції рослин, то знання законів їхнього формування і функціонування необхідне для лісівництва, рослинництва, селекції рослин, успішного підбору високоврожайних сортів для конкретних ґрунтово-кліматичних умов та створення культурних лук і пасовищ.

1.2. Історія становлення демекології

Екологічні дослідження мають досить давні традиції в області ботаніки та зоології (Гезнер, Рей – XVI–XVII ст., Турнефор, Лінней, Гмелін, Паллас – XVIII ст., Гумбольдт, Грізебах, Лоренц, Керенер, Скоу, Гукер, Декандоль, Вармінг та ін. – XIX ст). Екологія рослин та тварин досліджувалась досить ретельно і всебічно. Розроблялись класифікації життєвих форм, основою яких були екологічні особливості та будова організмів. Вже в XIX ст. екологія вийшла на проблеми еволюції, бо еволюційні концепції не можна було вирішити, не спираючись на екологічні ідеї. З додарвініських часів впливу екологічних факторів на еволюцію організмів важливе значення надав Ламарк, тому цей еволюційний напрямок дістав назву

ламаркізму. зауважимо, що Е. Геккель був одним із прибічників цього напрямку. Подальший глибокий синтез екології з теорією популяцій здійснив Дарвін, який максимально вибрав все можливе, що працювало на еволюцію. Тріумф дарвінізму пояснюється тим, що він розкрив еволюцію через популяційні процеси і екологічну взаємодію. Як вважав Е. Майр (Mayr, 1977), популяційне мислення має витoki в дарвінізмі, а Ж. Харпер (Harper, 1967) називав Дарвіна найвидатнішим екологом. Вчення Дарвіна про природний добір, спадковість та мінливість ґрунтується на висновках і фактах демекології, синтезу екологічних та еволюційні ідей (Галл, 1984). Саме через невідповідність між можливістю росту популяції і обмежувачим впливом зовнішніх факторів, ресурсів Дарвін дійшов висновку, що боротьба за існування між організмами є універсальним явищем природи. іншою важливою передумовою природного добору є індивідуальна мінливість організмів, якою характеризується популяція. Вже Дарвін вважав, що відмінність між видами послаблює конкуренцію і сприяє співіснуванню видів. Такі ідеї є близькими до принципу конкурентного виключення і уявлення про екологічну нішу. Останнє поняття займає чільне місце в класичній екології.

Спочатку екологічна ніша розглядалася як певний конкретний простір, потрібний для існування видів (Grinnel, 1904, 1917), але в подальшому це уявлення еволюціонувало через функціонально-трофічну (Elton, 1927) до багатомірної просторової абстракції (Hutchinson, 1957; MacArthur, 1972). Воно відіграло важливу роль у розвитку популяційної екології. Вже Г. Гаузе (1934), розглядаючи концепцію ніші Елтона, дав їй своє тлумачення у зв'язку з принципами конкуренції між видами; суть тлумачення полягала в тому, що два види тварин з однаковими екологічними потребами не можуть жити разом.

Популяційна екологія як спеціальний і важливий розділ екології формувалась в 30-ті роки ХХ ст. Її засновником вважають англійського вченого Ч. Елтона. У своїй праці «Екологія тварин» він наголошує на тому, що вивчення виду необхідно проводити не на рівні окремих особин, а на рівні популяції. Центральним у популяційній екології стали питання

внутрішньовидової організації та динаміки чисельності видів.

Розвитку популяційних досліджень сприяли гостра необхідність розробки біологічних методів боротьби із шкідниками сільськогосподарських культур та збіднення запасів промислових тварин. Серед вчених, що розвивали популяційну екологію варто відзначити С.С. Шварца, С.О. Северцева, М.П. Наумова, Е.О. Работнова, Ч. Елтона, Д. Хатчинсона, Р. МакАртура.

З 50-х рр. збільшується число публікацій, присвячених дослідженню екологічних ніш і зв'язку цього поняття з проблемами еволюції (Л. Кольє, Е. Хетчинсон, Л. Бірч, А. Нікольсон, Ф. Дожбанський, Р. Левонтін, Е. Майр та ін.).

Саме в цей період Е. Хетчинсон (1957) розвинув концепцію багатомірної гіперпросторової еконіші. В 1963 р. відбувся симпозиум «Генетика видів, що формують колонії» («The genetics of colonizing species»), на якому відбулась дискусія між популяційними генетиками (Аллард, Левонтін), популяційними екологами (Бах, Феннер), ботаніками (Ерендорфер, Зохарі, Харпер) та еволюціоністами (Добжанський, Майр, Стеббінс, Уоддінгтон), що стимулювало розвиток популяційної екології. В 1967 р. проведено симпозиум «Популяційна біологія і еволюція» (1967) з метою уніфікації концептуальних понять цієї проблематики.

Подальший розвиток у тлумачення екологічної ніші внесли Р. Макартур та Р. Левінс (MacArthur, Levins, 1964; MacArthur, 1972), які показали, що для співіснування видів достатньо розходження за одним ресурсом чи фактором. Великої уваги надається коеволуції видів (Levin, 1971), груповому добору. Еволюція популяцій обговорювалась на двох симпозиумах, які відбулися в Москві (1985, 1989).

Іншим важливим напрямком розвитку демекології є уявлення про типи стратегій, незалежно розроблене Л.Г. Раменским (1928) та Ж. Граймом (1979). Паралельно з цим виникла ідея про r- та K-форми добору (MacArthur, Wilson, 1967), що тісно пов'язує екологічні дослідження з математичними моделями росту популяцій – експоненціальною, в якій ріст обумовлений внутрішнім станом популяції (r), та

логістичною, в якій ріст обмежується дією зовнішнього фактора (K).

В останні десятиліття спостерігається розвиток ідей та напрямків, які все тісніше поєднують результати досліджень екології популяцій та екології екосистем, розкриваючи механізми, структуру, організацію останніх (Odum, 1975; Walter, 1984; Піанка, 1981; Colinvaux, 1986; Бігон і ін., 1989; Krebs, 1993). Таким чином, у центрі багатьох екологічних ідей та проблем знаходиться популяція.

1.3. Популяційний підхід до вивчення всього живого

Одним із головних атрибутів життя є рух. Живі системи не можуть існувати в статичі і ця динаміка проявляється в різних формах: росту, розвитку, процесах обміну поживних речовин і енергії, взаємодії з оточуючими об'єктами тощо. Оскільки дослідження цих аспектів потребує оперування множиною організмів, то популяційні ідеї були відомі з сивої давнини (Платон, Геродот, Арістотель). Як вказує Я. Галл (1984), ще Платон намагався виявити фактори, що регулюють розміри популяцій людей, а Геродот шукав зв'язок між екологічною роллю хижаків чи жертви і швидкістю його розмноження.

Концепції росту популяцій сягають своїми коренями в демографічні та статистичні дослідження населення, що проводились у XVI–XVIII ст. Саме термін «population» означає «населення, народ». Зокрема, в 1588р. Ботеро відмічав, що популяції людей можуть зростати геометрично і через певний період подвоюватися, а Граунт (Graunt, 1662), враховуючи та статеву структуру популяцій, розрахував, що населення м. Лондона подвоюється через кожні 64 роки. В 1627 р. Петая намагався дати кількісну оцінку швидкості заселення Землі людиною після всесвітнього потопу. Вважають, що У. Дірхем в 1713 р. першим відмітив, що популяції рослин чи тварин можуть зростати в геометричній прогресії при сприятливих умовах, але це неможливо через обмеженість простору, ліміт харчових ресурсів та вплив хижаків або хвороб.

Т. Мальтус (Malthus, 1798) у книзі «Нариси про принципи

популяції» показав потенційний геометричний ріст людства і наслідки такого росту. Цей напрямок, критика якого часто лунала за радянських часів та раніше, відомий під назвою «мальтузіанство». А. Кетле (1835), проаналізувавши криві експоненційного росту, показав, що збільшення чисельності і щільності популяції спрацьовують внутрішні механізми щільності популяції спрацьовують внутрішні механізми, які гальмують такий ріст. Реально у природі таке обмеження описується логістичною кривою, що має S-подібну форму, яку математично вивів учень А. Кетле П. Ферхульст (1838). Це рівняння було забуте і перевідкрите в 20-х рр. XX ст. Р. Перлем на культурах *Drosophila melanogaster*, що стимулювало подальший розвиток учення про популяцію.

У XX ст. наука (еволюція, фізіологія, географія) перейшла від дослідження статичних аспектів до вивчення функції, динаміки.

20–30 рр. XX ст. вважають періодом розквіту популяційної екології, її «золотим» віком.

Важливою в області демекології є праця Р. Чепмана (Chapman, 1928). Комбінуючи харчові ресурси, він на прикладі малих мучних хрущиків (*Tribolium*) показав, як можна досягти різної чисельності популяцій.

Значним внеском у цей напрямок були математичні праці А. Лотка (1925) та В. Вольтера (1928), які незалежно один від одного за допомогою диференційних рівнянь описали вплив міжвидової конкуренції, хижацтва та паразитизму і вивели відомі під їх іменем рівняння (Лотка-Вольтерра). Подальші математичні розробки проводились в області нелінійних рівнянь, в яких описана швидкість росту та щільності одного виду та вплив на ці показники іншого виду.

Класичними, артистичними, проведеними за короткий час є експерименти Г. Гаузе (1934, 1935) на мікроорганізмах та найпростіших (*Paramecium*), присвячені міжвидовій та внутрішньовидовій конкуренції, адаптивній ролі різних форм мінливості, стабілізуючому добору. Вони послужили перевіркою логістичної теорії росту популяцій та математичної формули Лотка-Вольтерра, стали основою подальших

логістичних висновків щодо посилення конкурентних взаємовідносин між організмами, які мають близькі екологічні ніші (принцип Гаузе) і сприяли могутньому розвитку експериментальної екології в 40–50 рр.

Досить цікаво, і це слід підкреслити, що в книзі з еволюційного синтезу (The evolutionary synthesis ..., 1980), написаній генетиками, біологами, еволюціоністами, екологія не згадується як така, що сприяла розвитку СТЕ. Я. Галл (1984) вважає, що це було не випадково, оскільки ідейну основу СТЕ формувала генетична теорія популяцій (праці Ф. Добжанського, Дж. Стеббінса, Дж. Хакслі, Е. Майра, С.С. Четверикова, Дж. Сімпсона, Р. Фішера, С. Райта, Дж. Холдейна тощо), а екологію в цей період розвивали систематики та біогеографи, які виходили на об'єкт популяції з інших позицій.

Ключовим моментом, який знаменував поєднання ідей еволюції та екології на популяційній основі, стала праця Хакслі «Еволюція. Сучасний синтез» (1942).

Ц. Кребс (1985) розглядає демекологію як науку про взаємодію організмів, яка визначає їх поширення, кількість і розвиток. Цю думку поділяє О.М. Гіляров (1990).

Я. Галл вважає, що демекологія вивчає динаміку популяційних процесів (швидкість народжуваності і смертності, вікову структуру тощо) у тісному зв'язку з дією всієї сукупності абіотичних та біотичних факторів середовища. Вивчення взаємодії між популяціями (конкуренція, хижацтво, паразитизм, мутуалізм) відноситься до області синекології.

1.4. Закони, аксіоми, принципи, правила популяційної екології

Дослідження будь-якої науки чи наукового напрямку спрямовані на те, щоб на основі накопичення окремих фактів вийти на загальні закономірності і вивести закони. Саме в цьому полягає суть наукового розвитку, прогресу.

З наведених Реймерсом (1990) екологічних законів, принципів близько двох десятків безпосередньо відносяться до демекології. Наведемо їх перелік:

1. Правило об'єднання організмів у популяції
С.С. Четверикова: всі живі організми об'єднуються у популяції.

2. Принцип мінімального розміру популяцій: генетична, статева, вікова, фенотипічна структура мають забезпечувати реальне існування, еволюцію і стійкість популяції.

3. Закон популяційного мінімуму Одум: популяція еволюціонує нижче потенційної ємності місцезростання.

4. Аксиома системної цілісності.

5. Закон подібності частини і цілого: частина – мінімальна копія цілого.

6. Теорія лімітів популяційної чисельності Андреварти-Бірга: чисельність популяції обмежена ресурсами живлення, умовами існування, розмноження та ін.

7. Правило кореляції живлення Уіні-Едвардса в ході еволюції зберігаються лише ті популяції, швидкість розмноження яких корелює з ресурсом живлення і життя.

8. Правило коливання (циклічності) чисельності: ніяка популяція не може бути абсолютно урівноваженою із зовнішніми умовами.

9. Принцип територіальності: популяція займає певну територію.

10. Принцип агрегативності Оллі: скупчення особин підсилює конкуренцію між індивідуумами, але сприяє виживанню популяції в цілому.

11. Принцип стабілізації екологічної ніші.

12. Теорія (принцип) Ніколсона: популяції протистоять дії зовнішніх факторів і контролюють ці фактори своєю щільністю.

13. Закон форми існування живого В.І. Вернадського: живі організми одночасно існують в усіх формах (організму, популяції, виду, біоценозу, біосфери), які існували з самого початку.

14. Аксиома емерджентності.

15. Закон необхідного різноманіття.

16. Закон повноти складових: число функціонуючих складових має бути оптимальним.

17. Закон надмірності системних елементів при мінімумі числа варіантів організації, саморегуляції, стабілізації.

Цим далеко не вичерпуються закони популяційної екології, які ми розглянемо у наступних розділах.

ТЕМА 2

ПОПУЛЯЦІЯ, ПОНЯТТЯ, ХАРАКТЕРИСТИКА ТА СТРУКТУРА

2.1. Вид і його структура

2.2. Популяція, як структурно-функціональна одиниця виду

2.3. Критерії виділення популяції

2.1. Вид і його структура

Різноманітність живої природи визначається видовим багатством живих організмів.

Вид – це сукупність особин, що характеризуються спадковою подібністю морфологічних, фізіологічних і біохімічних особливостей, вільно схрещуються і дають плодюче потомство та пристосовані до певного середовища життя на зайнятій ними території.

Особина (індивід) – це окремий рослинний чи тваринний організм, що характеризується індивідуальними морфологічними, фізіологічними, адаптивними властивостями, зберігаючи типові ознаки свого виду. Особини виду мають спільне походження, однаковий тип обміну речовин.

Особини виду, що виникли із зиготи, тобто внаслідок статевого розмноження, називаються **генетами**.

У процесі розпаду генет на самостійні особини при вегетативному розмноженні і розростанні материнської особини утворюються **рамети**. Вони властиві майже виключно рослинам. У тварин зустрічаються рідко (у гідри, дощового черв'яка).

Поняття вид запровадив у науку в 1963 р. англійський природознавець Джой Рей.

Сукупність організмів, що є частиною сукупності особин виду, і має певну область поширення в межах ареалу даного виду, називається **підвидом**. Наприклад, білка звичайна карпатська (*Sciurus vulgaris carpathicus*). Різкої відмінності ознак між підвидами немає, хіба що за умови відмінних екологічних умов та географічної віддаленості. В таких випадках нелегко вирішити, чи це підвид, чи окремий вид. Такі випадки відомі в ботаніці щодо окремих видів анемон, чебрецю, ялини

європейської та інших.

Групу особин одного виду, що пристосовані до певних умов середовища, відрізняються деякими морфологічними ознаками, називають **екотипом**.

Ділянку території чи акваторії, на якій поширений вид, називають **ареалом** (рис. 2.1). В межах ареалу рослини і тварини розповсюджені не суцільно, а там, де є необхідні умови для існування.

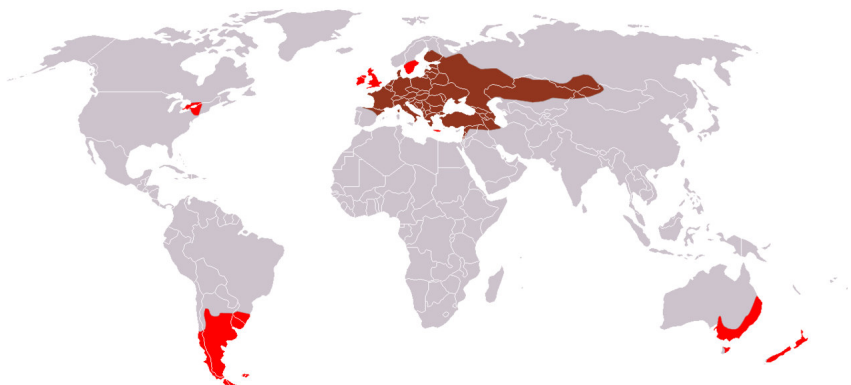


Рис. 2.1. Просторова структура ареалу зайця сірого (*Lepus europaeus*): темно-червоним – природний ареал, світло-червоним – інтродукція

Розрізняють алопатричні і симпатричні види.

Алопатричними називають види, що мають різні ареали, їхні екологічні вимоги теж різні. Вони географічно віддалені та ізольовані. Алопатричні види складаються із популяцій, ареали яких не стикаються і не перекриваються. Така географічна віддаленість сприяє виникненню специфічних особливостей виду.

Симпатричними є такі види, що характеризуються суміжним проживанням на значній території ареалу, частковим або повним співпаданням їх екологічних вимог. Симпатричні види утворились із біологічно ізольованих популяцій, області поширення яких перекривають одна одну або збігаються.

Видова структура живої природи на рівні особин і популяцій рослин і тварин в значній мірі визначається

принциповими відмінностями між ними. Основні з них подані в таблиці 2.1.

Таблиця 2.1

Основні ознаки відмінності рослин і тварин

Ознаки	Рослини	Тварини
1. Спосіб життя	Нерухливі, прикріплені до ґрунту чи іншого субстрату	Ведуть активний рухливий спосіб життя
2. Тип живлення	Автотрофний, фотосинтез	Гетеротрофний, є вільно-живучі і паразити
3. Спосіб добування поживних речовин	Вбирання мінеральних солей і води з ґрунту та CO ₂ з повітря	Активний пошук кормів (більшість видів тварин, крім низькоорганізованих, безхребетних і паразитів)
4. Особливості будови тіла: - на тканинному рівні	Групи тканин: твірна, покривна, основна, провідна, механічна, видільна.	Епітеліальна, сполучна, м'язова, нервова.
-на органному рівні	Вегетативні органи: корінь, стебло, листки (пагони). Репродуктивні (генеративні) органи: квітка, насіння, плід.	Соматичні органи (системи): опорно-рухова, кровоносна, дихальна, травна, видільна, нервова і покривна. Репродуктивні органи: статеві залози (яєчники та сім'яники).

Різноманітність зовнішньої будови, життєвих форм живих організмів пов'язані зі способом життя і адаптацією до умов середовища.

Еволюційну стратегію адаптації різних видів живих організмів до середовища та мінливості його факторів розкриває концепція *r*- та *k*-видів, запропонована МакАртуром і Уілсоном (1967) та доповнена Е. Піанкою (1981). Згідно цієї концепції, еволюція у нестабільному середовищі сприяє збільшенню кількості *r*-видів. Це переважно невеликі організми з коротким періодом індивідуального життєвого циклу, які більшу частину речовин і енергії спрямовують на формування органів розмноження. Отже, головна риса стратегії їхнього життя – збільшення чисельності через розмноження.

k-види є великими організмами з довготривалим

життєвим циклом. Вони приступають до розмноження пізно і витрачають на нього малу частку поживних і енергетичних ресурсів. Їхня життєва стратегія скерована на **виживання і збереження** території свого проживання. Прикладом г-видів є однорічні рослини, бактерії, невеликі тварини (комахи та ін.). До *k*-видів належать дерева, чагарники, великі птахи та ссавці.

2.2. Популяція, як структурно-функціональна одиниця виду

Нерівномірність розподілу особин в межах ареалу пов'язана з відмінністю умов середовища проживання на різних його ділянках. Особини кожного виду, що тривалий час проживають разом на одній території в певній частині ареалу, виробляють спільні пристосування, між ними встановлюються відповідні взаємозв'язки. Таку сукупність особин виду називають популяцією.

Термін «популяція» запровадив у 1903 р. датський вчений В. Йогансен. **Популяція** (від латин. *populous* – народ, населення) є структурно-функціональним елементом виду і об'єктом популяційної екології.

Популяцією екологи називають групу особин одного виду, які населяють певну територію, достатньо ізольовані від сусідніх популяцій і можуть вільно схрещуватись.

Генетики визначають популяцію як групу особин, що мають спільну генну основу, вільно схрещуються між собою. Такі популяції називають ще **менделівськими**. Вони невеликі за розмірами. Такими є шлюбні території для тварин, території популяцій деяких видів ентомофільних рослин, оскільки їхній пилок комахи переносять на невеликі відстані (13 км).

Популяційну структуру виду визначають його біологічні особливості - рухомість особин, ступінь їхньої прив'язаності до території, здатність долати природні перешкоди та інші. Так, північні олені і песці протягом сезону переміщувались на сотні кілометрів від місць розмноження, долаючи на своєму шляху широкі річки, протоки, гірські хребти. Види з високими міграційними здібностями представлені в природі небагатьма популяціями.

Відмінності між популяціями одного виду є результатом дії природного добору, що пристосовує кожну популяцію до конкретних умов її існування. Це стосується як рослинних, так і тваринних популяцій. Наприклад, **водяні полівки** гірських і рівнинних популяцій відрізняються багатьма ознаками. **Рівнинні полівки** полюбують замкнуті заростаючі водойми, роблять нори в гушавині заростей. **У гірських** районах полівки живуть на берегах струмків і річок, риють нори під землею. Звірки гірських популяцій відрізняються від рівнинних меншою довжиною хвоста, схильністю до запасання кормів на зиму. Рівнинні полівки не створюють запасів. Щодо розмноження, то у рівнинних полівок воно цілорічне, а у гірських – лише протягом 6–7 місяців. Число поносів у них на 1–2 менше на рік, але середня кількість малят на одну самку на 1–2 більше.

Внутрішньовидову популяційну відмінність можна простежити і на прикладі дзвінця великого (*Rhinanthus major*) з різних місцезростань (рис. 2.2). Вона описана відомим ботаніком М.В. Цінгером.

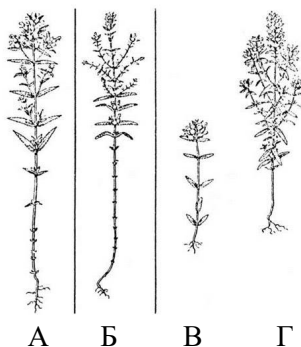


Рис. 2.2. Популяції дзвінця великого (*Rhinanthus major*):
А – посіви жита; Б – неокультурнені місцезростання;
В і Г – сінокісні луки з різним травостоєм

Залежно від числа особин, їх рухливості, а також від розподілу місцезростань, у межах ареалу можна виділити три типи популяційних структур видів. Рухливість особин оцінюється радіусом індивідуальної активності, тобто відстанню

між місцями розмноження (у тварин), відстанню поширення пилку, плодів і насіння (у рослин).

Типи популяційних структур виду такі:

1. Вид як одна велика популяція (рис. 2.3, А). Таким є вид чирка-свистунка (рис. 2.4); радіус індивідуальної активності тисячі кілометрів.

2. Види, що складаються з цілого ряду популяцій середньої чисельності і відокремленості (рис. 2.3, Б). Прикладом такого типу популяційної структури може бути соболь (рис. 2.5); радіус індивідуальної активності до 200 км.

3. Види, що представлені однією або кількома малочисельними і слабо зв'язаними одна з одною популяціями (рис. 2.3, В). Такий тип структури властивий сосні піцундській (рис. 2.6). Радіус індивідуальної активності при дуже малій чисельності – менше кілометра.

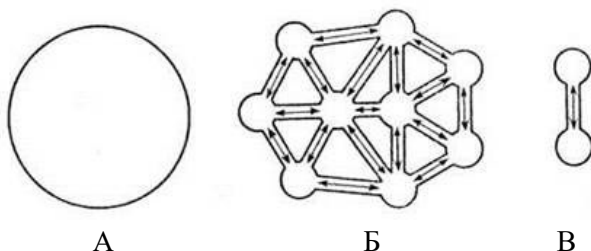


Рис. 2.3. Типи популяційних структур видів:

А – вид, як одна велика популяція; Б – вид, що складається з популяцій середньої чисельності і відокремленості;

В – вид, що складається з однієї або декількох малочисельних і слабозв'язаних між собою популяцій

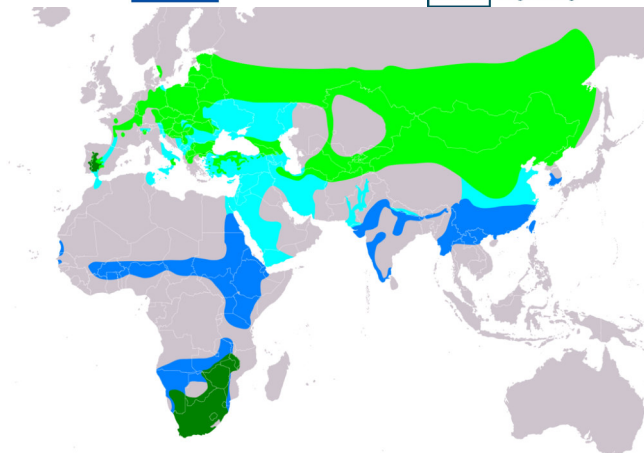


Рис. 2.4. Ареал Лелеки чорного (*Ciconia nigra*)

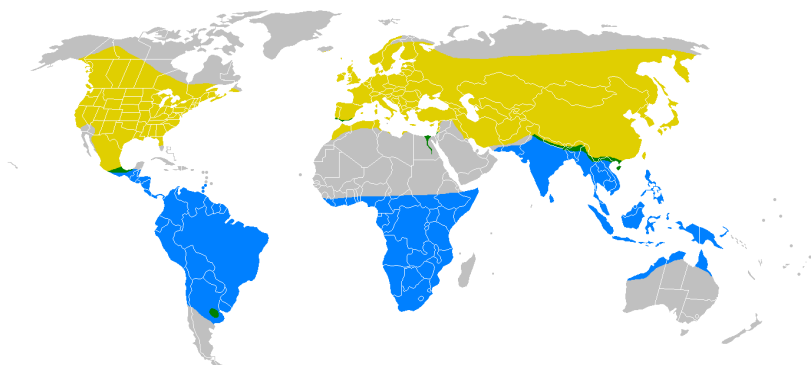
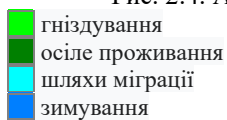
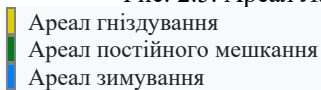


Рис. 2.5. Ареал Ластівки сільської (*Hirundo rustica*)



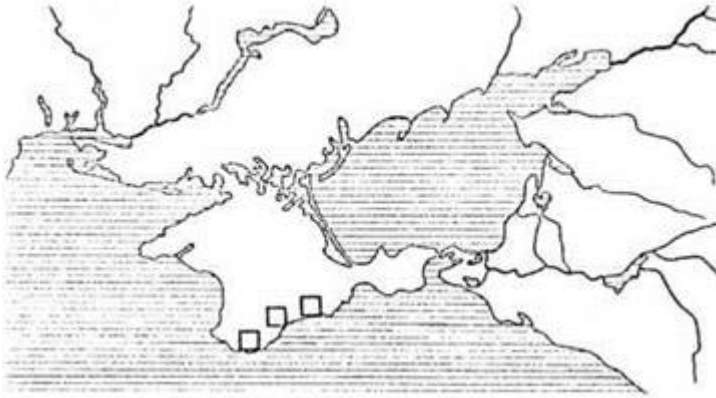


Рис. 2.6. Ареал сосни пісундської

Отже, популяція – елементарна одиниця процесу еволюції і структури виду, що має свої ознаки і властивості.

Змішуванню різних популяцій перешкоджають: географічна ізоляція, природні бар'єри (гори, ріки, моря, клімат), біологічні особливості. У тварин такими є відмінності у будові статевого апарату, строках спаровування; у рослин – відмінності в строках цвітіння, способах запилення та інші (рис. 2.7).

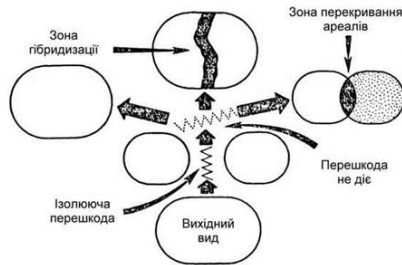


Рис. 2.7. Схема процесу видоутворення

Тривала ізоляція популяцій, особливо географічна, підкріплена істотною зміною середовища, врешті-решт може призвести до утворення нових підвидів.

Зв'язок між популяціями різних видів здійснюється через взаємодію особин та їх індивідуальні контакти в межах екосистеми.

Ступінь ізоляції сусідніх популяцій виду в межах ареалу теж різний. В одних випадках вони чітко розмежовані територією, непридатною для їх існування. Прикладом можуть бути популяції окуня і лина. Кожна з них живе в ізольованих озерах. Якщо ж умови проживання на обширній території близькі за поєднанням екологічних факторів, то виділити границі між популяціями можна лише умовно - за відмінністю в щільності особин. Такими є популяції ховраха малого в сухих степах і напівпустелях.

В усіх випадках у популяціях діють екологічні закони, які дають змогу використовувати обмежені ресурси середовища таким чином, щоб забезпечити появу і виживання потомства.

2.3. Критерії виділення популяції

Слід розрізнати суть, тобто поняття популяції, і критерії її виділення. Якщо в основі першого лежать основні ознаки самої популяції, то для останнього можна використовувати допоміжні ознаки, які чітко та легко сприймаються, візуально фіксуються.

В даному разі критеріями виділення популяції можуть виступати: а) наявність ареалу і відповідної множини; б) можливість самовідновлення; в) можливість обміну генетичним матеріалом у групі; г) наявність і характер бар'єрів.

Якщо якийсь вид представлений одною особиною (до того ж певної статі), то він не може розглядатися як популяція, оскільки його майбутнє в даному місці не лише не відоме, а взагалі сумнівне. Крім того, така особина не розкриває нам ні екології, ні специфіки розподілу (групування), ні територіальної вираженості, тому ми не можемо індивід як популяцію. Популяція – це завжди множина.

Нерідкими є випадки, коли в даних конкретних умовах вид не відновлюється. Наприклад, в сосново-букових лісах молодий підріст світлолюбної сосни не може формуватися під густим наметом бука. В майбутньому в ході сукцесії сосна зникне з деревостану і зміниться буком, проте існуючі

насадження сосни в таких лісах ми маємо розглядати як популяцію. Якщо бук вирубати, то у сосни з'явиться здатність до самовідновлення саме на цьому місці.

Може скластися і така ситуація, що за певними причинами не відбувається обмін генетичним матеріалом між індивідами, проте ми маємо оцінити можливість такого обміну (близькість, характер розподілу, наявність контактів якщо не реальних індивідуумів, то розсіювання чи розселення їх нащадків тощо).

Нам треба оцінити тип бар'єрів, які існують між популяціями (екологічні – територіальні, часові, едафічні чи біологічні – генетичні, фенологічні, морфологічні тощо). Крім типу, слід оцінити характер, ступінь впливу бар'єрів, оскільки ізоляція не завжди буде абсолютною. Так, для населення м. Києва р. Дніпро не є бар'єром, оскільки багато з них мешкають на одному березі, а працюють на іншому і щоденно мігрують. Це не служить бар'єром і для голубів, але може виявитись серйозним бар'єром для мурашок, неспроможних його подолати. Водночас хоча між Житомиром та Києвом відбувається постійний обмін людьми, проте це різні популяції, оскільки в межах міста цей обмін набагато інтенсивніший, ніж між містами. Тобто бар'єр в цьому випадку зумовлений обмеженням територіального зв'язку, і це позначається на традиціях, звичках, мовному акценті населення тощо.

Суть *часового бар'єру* полягає в тому, що коли на одній і тій же території формуються сукупності особин, але в різний час, розділений певним чітким проміжком, то такі сукупності ми розглядаємо як різні популяції. Так, зафіксоване «гніздо» осі звичайної (*Vespa vulgaris*) в саду під яблунею на другий рік було незаселене, але поряд з'явилося нове. Поява нового гнізда спостерігалася у червні. Таким чином, період від осені до літа досить тривалий для таких комах як оса і тому говорити про одну популяцію ос, яка існувала б декілька років неможливо.

Фенологічний бар'єр характеризується тим, що різні індивідууми одного й того ж виду розвиваються чи квітнуть в різний період, тому опилення між ними не відбувається. Це зафіксовано на злаках, коли одні екземпляри квітували постійно вранці, а інші – ввечері.

Морфологічні бар'єри спостерігаються на прикладі гетеростиглії квіткових рослин, зокрема, медунки (*Pulmonaria officinalis*). У одних рослин тичинки висуваються із трубки віночка, у інших – маточка, а тичинки заховані в трубку. Тому запилення може відбуватися лише між рослинами, у яких пилок з довгих тичинок попадає на довгу маточку. Якщо такий розподіл не має закономірностей, то ці рослини формують одну популяцію. Але коли це явище закріплюється генетично, то потенційно можуть виникнути різні популяції.

ТЕМА 3**ЕНЕРГЕТИЧНИЙ БАЛАНС ПОПУЛЯЦІЙ****3.1. Концепція енергетичного балансу****3.2. Розподіл енергії в біосфері****3.3. Розподіл енергії в організмах та популяціях****3.1. Концепція енергетичного балансу**

Енергетичний баланс популяції — це сукупність енергетичних складових усіх її членів.

Частина отриманої енергії акумулюється у вигляді органічної речовини, а інша розсіюється у середовищі в процесах дихання, виділення екскретів, теплообміну тощо.

Величина розсіяної популяцією енергії пропорційна її сумарній масі і залежить від видових особливостей протікання метаболічних реакцій, вікової структури популяції та умов її існування.

Популяції дрібних організмів розсіюють більше енергії, ніж такі ж за біомасою популяції, але сформовані більшими за розмірами організмами

Популяції, які складаються з особин з більш високим рівнем метаболізму (а це, як правило, більш рухливі особини) мають і значно вищий коефіцієнт розсіювання енергії, ніж малорухливі.

Розглядаючи концепцію енергетичного балансу, можна зауважили, що в організованій системі час і місце, де енергія убуває (прибуває), чітко визначені. Знищення хижака, по-перше означає зниження видового різноманіття в співтоваристві, по-друге, зміна місця і часу, де енергія популяції жертви убуває.

Загальні рівняння енергетичного балансу для особин і популяції, сформульовані польським біологом К. Петрусевичем (1978):

$$C = P + R + FU;$$

$$A = P + R = C - FU;$$

$$P = A - R = C - FU - R,$$

де C – продукт, необхідний корм, щоб створити нову енергію; A – процес засвоєння особиною частини матерії у вигляді корму становить бруто продукції, або ж асиміляції; P – частина

засвоєної продукції що йде на побудову тіла особи, яке називають біомасою; R – інтенсивність дихання особи (респірація).

У тварин неперетравлений корм, а також фекальні рештки (кал, сеча або урина), які виділяються в середовище (FU), є не що інше, як різниця між спожитою їжею і асиміляцією ($FU=(C-A)$).

3.2. Розподіл енергії в біосфері

Енергетичний баланс біосфери.

Енергія – це загальна кількісна міра руху та взаємодії усіх видів матерії. Відповідно до закону збереження енергії вона не зникає та не виникає з нічого, а тільки переходить з однієї форми до іншої. Потік енергії на Земній кулі має три джерела:

- **кінетична енергія** оберту Землі та її супутника Місяця як космічних тіл. Вона проявляється в морських припливах, енергія яких недоступна живим організмам, але може використовуватися людиною;
- **енергія земних надр**, яка підтримується ядерним розпадом урану та торію. Ця енергія виділяється у формі геотермічного тепла. У вулканічних районах вона використовується для опалення оранжерей та басейнів;
- **сонячна енергія**, на базі якої здійснюється життєдіяльність в автотрофних організмів.

Енергія – це здатність виконувати певну роботу. Її властивості визначаються двома законами термодинаміки:

1. Законом збереження енергії. Енергія нікуди не зникає і не виникає з нічого, а переходить з однієї форми в іншу:

$A=B + C + D$, де A, B, C, D – різні форми енергії.

2. Законом ентропії. Частина енергії завжди розсіюється і переходить в напрямку від гарячого до холодного, тому потенційна енергія становить менше 100%. Кінетичну енергію ніколи не можна на 100% перетворити в потенційну: $A > B$, де A – енергія гарячого стану, B – холодного. Термін «ентропія» (від грецького «перетворення») визначає міру кількості зв'язаної енергії, не доступної для використання, або міру зміни упорядкування в процесі руху енергії.

На Сонці енергія виникає в результаті ядерних перетворень. Головне з них — це перетворення водню в гелій через дейтерій. Променева енергія Сонця проявляється в амплітуді довжини хвиль від 0,3 до 2,0 мкм. Частка ультрафіолетового випромінювання в ній невелика. Воно в основному затримується озоновим екраном планети. Притік енергії до зовнішньої поверхні атмосфери планети від Сонця порівняно постійний — це так звана сонячна постійна, яка дорівнює $1,93 \text{ кал/см}^2$ за 1 хв. Вона відхиляється від середнього значення всього тільки на 0,1—0,2%. Але тривалих спостережень за величиною сонячної постійної поки що не велось і її багатовікові тенденції не відомі.

За неофіційними даними, спеціалісти вважають, що протягом останнього мільярда років сонячна постійна не змінювалася. Всього до Землі доходить $10,5 \times 10^6 \text{ кДж/м}^2$ у рік променистої енергії. Але 40% її одразу відбивається у космічний простір, а 15% поглинається атмосферою: перетворюється в тепло, або витрачається на випаровування води. В атмосфері в основному сонячну радіацію поглинає водяна пара. В океанах цю роль виконує рідина (вода), на суходолі — гірські породи та ґрунт. Велика частина радіації відбивається в атмосферу від поверхні льоду та снігу (рис. 3.1).

Всю біосферу можна розцінювати як єдине природне утворення, що поглинає енергію з космічного простору та направляє її на внутрішню роботу. У біосфері енергія тільки переходить з однієї форми до іншої і розсіюється у вигляді тепла.

Основними перетворювачами енергії в біосфері є живі організми. Вони перетворюють вільну променисту енергію в хімічно зв'язану, котра потім переходить від одних біосферних структур до інших (рис. 3.2).



Рис. 3.1. Планетарний потік енергії



Рис. 3.2. Основні напрямки потоку енергії на Землі

При кожному переході частина енергії перетворюється в тепло та втрачається в навколишньому просторі. Рослини та земна поверхня в середньому на рік поглинають 5×10^6 кДж/м² енергії. Ця величина різна на різних широтах. Ефективність перенесення енергії в живій речовині доволі низька. При її

перенесенні від продуцентів до консументів першого порядку вона становить всього 10%, а при перенесенні від консументів першого порядку до консументів другого порядку – 20%.

Отже, видно, що трав'яні тварини менш ефективно використовують їжу, ніж м'ясоїдні. Це в багатьох випадках пов'язано з хімічним складом їжі. У рослинах переважають лігнін і целюлоза та є захисні речовини від фітофагів. Завершується потік енергії на редуцентах, де енергія або ж остаточно розсіюється у вигляді тепла, або акумулюється в мертвій органічній речовині (детрит). Однією з форм тривалого збереження акумульованої енергії є нафта, вугілля і торф.

Потік сонячної енергії, який надходить до біосфери, приводить в дію біохімічний кругообіг. Як зазначено, на відміну від кругообігів води та інших речовин, потік енергії рухається в одному напрямку. Якщо падаючий потік сонячної енергії має радіальний (вертикальний) напрямок, то подальший його шлях має здебільшого горизонтальний (латеральний) характер.

Великим енергетичним потенціалом відзначаються латеральні потоки повітряних мас (вітер), які, проникаючи в лісові чи лугові фітоценози, розхитують стовбури і стебла, розворушують листові пластинки чи квіти, здимають і переносять насіння, охолоджують нагріте рослинне середовище, сприяючи тим самим подальшій трансформації збудженої механічної енергії в теплову чи хімічну. Латеральні снігові замети сприяють накопиченню вологи у полезахисних смугах та узліссях лісових екосистем, що згодом підвищить енергію біохімічних процесів. Латеральні потоки енергії приливів сприяють швидшому кругообігу мінеральних елементів живлення, переміщенню корму і відходів. Людство навчилося використовувати додаткову енергію природи, створивши сучасні технології відновлювальної енергії.

Радіальні і латеральні потоки енергії можуть виникати і внаслідок антропогенної діяльності. Передусім це радіальні потоки хімічних, металургійних, гірничопереробних підприємств і теплових електростанцій, які виносять в атмосферу величезну кількість токсичних викидів.

Далі вони вже латеральними повітряними потоками (часто трансконтинентальними) переносяться на великі віддалі і знову таки радіальними потоками опускаються на земну поверхню. Ці потоки механічної енергії є транспортом для хімічної енергії, яка проявляє себе в біологічних процесах конкретних наземних і водних біогеоценозів.

Великі міста та індустріальні центри є потужними джерелами латеральних теплових потоків, які переміщуються від ядра міста до його околиць. Часто разом з тепловими потоками переміщуються латеральними полотноанти, здебільшого автотранспортні викиди, а також пил. У великих містах спостерігається розсіювання теплової енергії (ентропія), яка веде до ксерофілізації атмосферного і ґрунтового повітря та алкалізації (олужнення) міських ґрунтів. Ці латеральні теплові та полотноанти-забруднюючі потоки енергії змінюють рослинний і тваринний світ природних ландшафтів, створюють нову живу речовину міст, яка поки що слабо вивчена. Антропогенна енергія (механічна, тепла, хімічна) може концентруватися в окремих природних екосистемах, підвищуючи їх продуктивність (агроекосистеми), або ж, при невмілому включенні цієї енергії в природний потік, призводити до їхньої деградації.

Враховуючи, що енергія – спільний знаменник і вихідна рушійна сила всіх екосистем – як сконструйованих людиною, так і природних, Ю. Одум (1986) пропонує прийняти енергію за основу для «первинної» класифікації екосистем. Отже, за рівнем надходження енергії в екосистеми їх поділяють на чотири групи:

- природні, якими рухає Сонце;
- природні, якими рухають Сонце та інші природні джерела;
- рухомі Сонцем і субсидовані людиною;
- індустріально-міські, які утримуються паливом (добутим із корисних копалин, іншими органічними або ядерними джерелами).

Наведені Ю. Одумом приклади пояснюють особливості функціонування цих систем, які можна було б віднести за

ієрархічним рангом до біогеоценотичних комплексів і навіть біомів. У параметри біологічної системи не вкладається індустріально-міська екосистема, яка є однією із різновидів соціально-економічних систем. Спинімося лише на індустріально-міській екосистемі, яку Ю. Одум в одній роботі називає «вінцем» досягнень людства, в іншій — його «пухлиною». Тут, наголошує вчений, висококонцентрована потенційна енергія палива не просто доповнює, а заміняє сонячну енергію. При сучасних методах ведення міського господарства сонячна енергія у самому місті не лише не використовується, а стає надто коштовною перешкодою, оскільки вона нагріває бетон і сприяє утворенню смогу. Їжу, продукт систем, які рухає Сонце, можна вважати зовнішньою їдальнею міста, оскільки переважну частину продуктів ввозять ззовні. Міста в міру зростання цін на паливо, ймовірно, стануть більше цікавитися використанням сонячної енергії. Можливо, виникне новий тип екосистеми міста, якою буде рухати Сонце із допоміжною енергією палива.

3.3. Розподіл енергії в організмах та популяціях

Розподіл енергії в організмах та популяціях є ключовою темою в екології та біології. Це питання розглядає, як енергія отримується, використовується і передається в організмах, а також між ними на рівні популяцій та екосистем. Нижче наведено докладний розгляд цієї теми.

1. Отримання енергії

Автотрофи (організми, які можуть синтезувати власну їжу, такі як рослини та деякі бактерії) отримують енергію безпосередньо від сонця через процес фотосинтезу або від хімічних речовин через хемосинтез. У процесі фотосинтезу рослини перетворюють сонячну енергію в хімічну енергію, зберігаючи її в органічних молекулах, таких як вуглеводи.

Гетеротрофи (організми, які не можуть синтезувати власну їжу і потребують органічних речовин для отримання енергії, наприклад, тварини, гриби та багато бактерій) отримують енергію шляхом споживання інших організмів або органічних речовин.

2. Розподіл енергії в організмах

Енергія, отримана організмами, використовується для різних біологічних процесів:

- **Метаболізм:** Сукупність хімічних реакцій, які відбуваються в клітинах організму для підтримання життя. Це включає процеси катаболізму (розщеплення складних молекул для отримання енергії) та анаболізму (синтез складних молекул з простих, використовуючи енергію).

- **Зростання і розвиток:** Енергія використовується для синтезу нових клітин, тканин і органів, необхідних для росту та розвитку організму.

- **Розмноження:** Енергія необхідна для утворення гамет (сперматозоїдів і яйцеклітин) та підтримки процесу розмноження.

- **Терморегуляція:** У теплокровних організмів (гомойотермів) енергія витрачається на підтримання стабільної внутрішньої температури тіла.

3. Передача енергії в екосистемах

Енергія в екосистемах передається через трофічні рівні:

- **Продюценти:** Автотрофи, які створюють органічну речовину з неорганічних джерел, стають основою харчових ланцюгів. Вони утворюють перший трофічний рівень.

- **Консументи:** Гетеротрофи, які споживають продуцентів або інших консументів. Консументи поділяються на:

- **Первинні консументи** (травоядні тварини) – споживають продуцентів.

- **Вторинні консументи** (хижаки, які споживають травоядних) – споживають первинних консументів.

- **Третинні консументи** – споживають вторинних консументів.

- **Детритофаги і розкладання:** Організми, які розкладають мертву органіку, повертають поживні речовини в ґрунт, де вони знову можуть бути використані продуцентами.

4. Енергетичні піраміди

Енергетичні піраміди показують кількість енергії, яка передається на кожен трофічний рівень. Як правило, тільки близько 10% енергії, що споживається на одному рівні,

передається на наступний рівень. Решта енергії втрачається у вигляді тепла під час метаболічних процесів.

5. Енергетичний баланс в популяціях

Енергетичний баланс в популяціях залежить від:

- **Доступності ресурсів:** Обмеженість їжі може призвести до конкуренції між особинами.
- **Хижацтва та паразитизму:** Впливають на чисельність і здоров'я популяцій.
- **Екологічних факторів:** Клімат, наявність води та інші фактори можуть впливати на доступність енергії.

Розподіл енергії є центральним аспектом функціонування екосистем і життєдіяльності організмів. Розуміння цих процесів допомагає вивчати взаємодії між видами і їхню роль у природних циклах.

ТЕМА 4

ЕКОЛОГІЯ ТА ГЕОГРАФІЯ ПОПУЛЯЦІЙ. ТЕРИТОРІАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ

- 4.1. Вплив зовнішнього середовища на популяцію**
- 4.2. Екологічна амплітуда та лімітуючі фактори**
- 4.3. Екологічні та комплексні групи факторів**
- 4.4. Екотоп, біотоп та екологічна ніша**
- 4.5. Розподіл організмів у популяції та межах ареалу**
- 4.6. Географічна мінливість популяції**

4.1. Вплив зовнішнього середовища на популяцію

Кожна популяція відіграє в природі специфічну роль, займає певне місце в просторі, часі і системі екологічних факторів.

Вона не ізольована від інших, а тісно взаємопов'язана з ними, що зумовлює складність і різноманітність екосистем.

Раніше виділяли три групи екологічних факторів:

- абіотичні (неорганічні умови: хімічні й фізичні, такі, як склад повітря, води, ґрунтів, температура, світло, вологість, радіація, тиск тощо),
- біотичні (форми взаємодії між організмами - хазяїн - паразит)
- та антропогенні (форми діяльності людини).

Сьогодні розрізняють декілька груп екологічних факторів (загальна кількість – близько шістдесяти), об'єднаних у спеціальну класифікацію:

- за часом – фактори часу (еволюційний, історичний, діючий), періодичності (періодичний і неперіодичний), первинні та вторинні;
- за походженням (космічні, абіотичні, природно антропогенні, техногенні, антропогенні);
- за середовищем виникнення (атмосферні, водні, геоморфологічні, фізіологічні, генетичні, екосистемні);
- за характером (інформаційні, фізичні, хімічні, енергетичні, термічні, біогенні, комплексні, кліматичні);
- за об'єктом впливу (індивідуальні, групові, видові, соціальні);

- за ступенем впливу (летальні, екстремальні, обмежуючі, мутагенні, тератогенні);
- за умовами дії (залежні чи незалежні від щільності);
- за спектром впливу (вибіркової чи загальної дії).

Одній ї ті ж екологічні фактори неоднаково впливають на організми різних видів, які живуть разом. Для деяких вони можуть бути сприятливими, для інших – ні. Важливим елементом є реакція організмів на силу впливу екологічного фактора, негативна дія якого може виникати у разі надлишку або нестачі дози. Тому є поняття сприятлива доза, або зона оптимуму фактора й зона песимуму (доза фактора, за якої організми почуваються пригнічено).

Діапазон зон оптимуму й песимуму є критеріями для визначення екологічної валентності – здатності живого організму пристосовуватися до змін умов середовища. Кількісно вона виражається діапазоном середовища, в межах якого вид нормально існує. Екологічна валентність різних видів відрізняється одна від одної (північний олень витримує коливання температури повітря від -55 до 25–30° С, а тропічні корали гинуть вже при зміні температури на 5–6° С).

За екологічною валентністю організми поділяють на: стенобіоти – з малою пристосованістю до змін середовища (орхідеї, форель, далекосхідний рябчик, глибоководні риби) та еврибіонти – з великою пристосованістю до змін довкілля (колорадський жук, миші, пацюки, вовки, таргани, очерет, пирій). У межах еврибіонтів і стенобіонтів залежно від конкретного фактора організми поділяють на евритермні та стенотермні (за реакцією на температуру), евригалінні й стеногалінні (за реакцією на солоність водного середовища), еврифоти та стенофоти (за реакцією на освітлення).

Слід наголосити, що в природі екологічні фактори діють комплексно. Особливо важливо пам'ятати це, оцінюючи вплив хімічних забруднювачів, коли «сумаційний» ефект (на негативну дію однієї речовини накладається негативна дія інших, до чого додається вплив стресової ситуації, шумів, різних фізичних полів – радіаційного, теплового, гравітаційного чи електромагнітного) дуже змінює умовні значення ГДК,

наведені в довідниках. Це питання на сьогодні ще мало вивчене, але через актуальність і велике значення перебуває в стані активного дослідження в усіх розвинених країнах.

Важливим є також поняття лімітуючі фактори, тобто такі, рівень (доза) яких наближається до межі витривалості організму, концентрація якого нижча або вища оптимальної. Це поняття започатковане законами мінімуму Лібіха (1840 р.) і толерантності Шелфорда (1913 р.). Найчастіше лімітуючі факторами є температура, світло, біогенні речовини, течії та тиск у середовищі, пожежі тощо.

Найбільше поширені організми з широким діапазоном толерантності щодо всіх екологічних факторів. Найвища толерантність характерна для бактерій і синьо-зелених водоростей, які виживають у широкому діапазоні температур, радіації, солоності, рН.

Екологічні дослідження, пов'язані з вивченням впливу екологічних факторів на існування й розвиток окремих видів організмів. взаємозв'язків з довкіллям, є предметом науки аутоекології.

Розділ біоекології, що вивчає умови формування структури й динаміки популяції якогось виду, називається демоекологією, а розділ, який досліджує асоціації популяцій різних видів рослин, тварин, мікроорганізмів (біоценозів), шляхи їх формування й взаємодії з довкіллям, – синеекологією. У межах синеекології виділяють фітоценологію, або геоботаніку (об'єкт вивчення – угруповання рослин), біоценологію (угруповання тварин).

Наступним важливим поняттям є ланцюг живлення (трофічний ланцюг) – це взаємовідносини між організмами під час перенесення енергії їжі від її джерела (зеленої рослини) через ряд організмів (шляхом поїдання) на більш високі трофічні рівні. На цьому шляху перенесення діють автотрофи – представники рослинного світу та гетеротрофи різного ступеня. Спинимось на цьому понятті детальніше.

Ланцюги живлення – це живі канали, що подають енергію нагору, а смерть і тління повертають цю енергію у ґрунт. Оскільки система незамкнена, частина енергії губиться в

процесі розкладання, частина додається в повітря, частина накопичується в ґрунтах, торфі, довго живучих лісах. Ця постійно діюча система є життєвим фондом, що постійно накопичується й перебуває в постійному обороті.

Швидкість і характер подачі енергії нагору залежить від складної структури спільноти рослин і тварин.

Популяція реагує певним чином на зміни навколишнього середовища зміною своєї поведінки, яка проявляється в пасивному витримуванні умов, але зміні адаптацій по відношенню до зміни оточуючого середовища (одною із ознак такої реакції є фенотипічний поліморфізм – зміна морфології організмів чи окремих органів у відповідь на зміну оточуючого середовища – наприклад, у водяних жовтеців (*Batrachium trichophyllum*, *B. fluitans*) пластинки листків, які знаходяться у воді, мають розсічену форму, а в тих, що плавають на поверхні – розширену (*B. aquatile*); активному пошуку відповідних умов.

Виділяють два способи реакції організмів на екологічні зміни:

а) у відповідь на зміни зовнішніх умов (із запізненням) – після зими відростають зелені листки, після дощу черв'яки вилазять на поверхню тощо;

б) реагування на сигнальний фактор, що упереджує зміни зовнішніх умов (підготовка зимової сплячки, запасання їжі у хом'яків до настання холодів, міграція до місць розмноження тощо).

4.2. Екологічна амплітуда та лімітуючі фактори

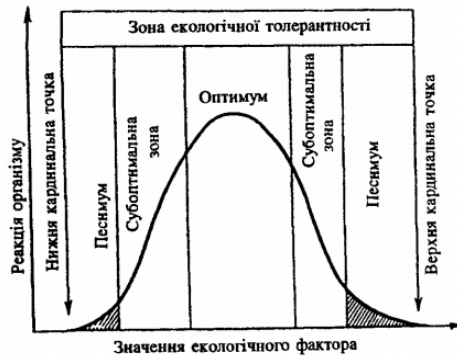
Вплив факторів на організм називається «акцією», а відгук організму на цей вплив – «реакцією».

Сукупність акцій та реакцій визначає шанси виживання та загибелі певної кількості особин в популяції, розмноження, величину приплоду, що складає основу функціонування популяції.

Виділяють нижню критичну межу – **мінімум** і верхню – **максимум**, інтервал між якими називається **зоною екологічної толерантності або амплітуди**.

Безпосередньо біля критичних меж лежить **зона песимуму**, в якій активність обмежена, далі де активність наростає, знаходяться субоптимальні зони, а середня зона формує **екологічний оптимум**.

Такий розподіл на зони інтенсивності впливу факторів називається **валентністю екологічних факторів**.



Закон мінімуму Лібіха (Закон «Обмеженого фактора», «Бочка Лібіха»), відкритий Ю. Лібіхом (1840) — екологічно-економічний закон, згідно з яким відносна дія окремого екологічного фактора буде тим сильнішою, чим більше цей фактор, у порівнянні з іншими екологічними факторами, буде наближатися до свого кількісного мінімуму.

За цим законом, від речовини, концентрація якої є мінімальною, залежить ріст рослин, величина і сталість їх урожаю. Закон мінімум Лібіха (закон щодо ролі екологічних факторів в розповсюдженні і кількісному розвитку організмів) не поширюється на нестабільні системи.

Надходження у такі системи різних компонентів та чинників розвитку відбувається спонтанно і нерівномірно. Тому обмежують розвиток по чергово або одночасно декілька факторів. Багато в чому закон мінімуму Лібіха уточнюється та деталізується **законом толерантності Шелфорда**.

Закон толерантності В. Шелфорда:

➤ Кожен організм має свої межі, які коливаються між мінімумом та максимумом, тобто оптимум, котрий забезпечує існування організму. У кожного виду свої межі.

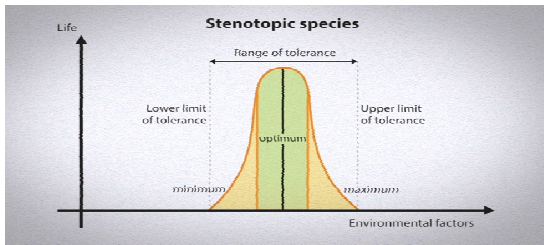
➤ Поняття про лімітуючу роль максимуму і мінімуму та необхідність оптимальних умов для існування виду ввів В. Шелфорд у 1913 році.

➤ Його принцип більш відомий як закон толерантності.

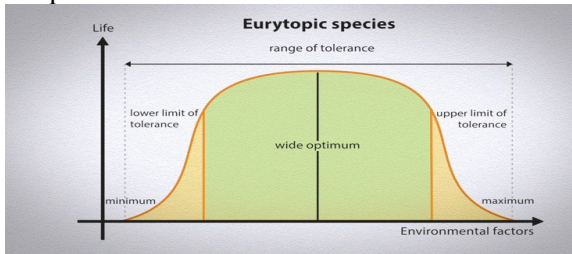
Толерантність – здатність організму витримувати відхилення значень екологічних факторів від оптимальних для них умов.

Класифікація видів по відношенню до екологічної валентності:

➤ Вид, який характеризується низькою екологічною валентністю (витримує лише обмежені варіації екологічних факторів), називають стенотопним.



➤ Вид, здатний заселяти широкий спектр місцезростань, називають евритопним.



Для характеристики амплітуди толерантності видів в екології використовують ряд термінів. До назви екофактора, який характеризує вплив на живий організм, додаються два слова стено – вузький та еври – широкий:

- стенотермний – евритермний відносно до температури;
- стеногідричний – евригідричний відносно до води;
- стенофагний – еврифагний відносно до їжі;
- стеногалінний – евригалінний відносно до солоності;

- стеноойкний – евриойкний відносно до місця проживання.

На основі дослідження екологічних амплітуд були встановлені певні закономірності:

➤ Толерантність функціонування організму вцілому ширша, ніж його окремих функцій. К. Демел (1967) визначив, що шпроти живуть при температурі від 0° до $+11^{\circ}$ C, а нерестяться при вужчій амплітуді – $+8-11^{\circ}$ C, тріска живе при $-2-+6^{\circ}$ C, а нереститься при $+4-5^{\circ}$ C. Деякі евритермні види розмножуються в стенотермних видах.

➤ Толерантність організмів змінюється за віком, статтю та місцезнаходженням популяції.

➤ Межі екологічних амплітуд популяцій можуть значно відрізнятись від меж виду в цілому.

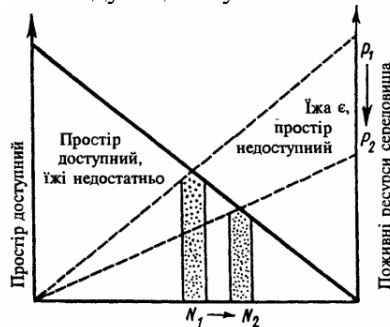


Рис. 4.1. Модель, що пояснює дію лімітуючих факторів

Окремі особини у складі популяції можуть мати оптимум, який не збігається з оптимумом популяції і навіть знаходиться за межами її толерантності.

Екологічна толерантність організмів за певними фактором може змінюватись в залежності від характеру амплітуд інших факторів. Нестача за одним фактором може компенсуватись за рахунок інших.

4.3. Екологічні та комплексні групи факторів

Екологічні та комплексні групи факторів є фундаментальними для розуміння взаємодії організмів з їхнім

середовищем. Ці фактори впливають на життя, розвиток, розмноження та виживання живих істот, а також на функціонування екосистем у цілому. Розглянемо докладніше, які бувають екологічні фактори і як вони утворюють комплексні групи:

Екологічні фактори

Екологічні фактори – це елементи середовища, які прямо чи опосередковано впливають на організми. Їх можна розділити на три основні групи: абіотичні, біотичні та антропогенні фактори.

Абіотичні фактори

Абіотичні фактори – це неорганічні та фізичні компоненти середовища, які впливають на живі організми:

- **Кліматичні фактори:** температура, вологість, освітленість, кількість опадів, напрям і швидкість вітру.
- **Едафічні фактори:** фізичні та хімічні властивості ґрунту, включаючи склад, рН, родючість, структуру, вміст органічних речовин та вологість.
- **Гідрологічні фактори:** солоність води, температура води, кисневий режим, глибина, прозорість і течії.
- **Геоморфологічні фактори:** рельєф, висота над рівнем моря, типи ґрунтів.
- **Фізичні фактори:** радіаційний фон, наявність світла, тиск, шум.

Біотичні фактори

Біотичні фактори – це впливи живих організмів на інших організмів:

- **Міжвидові взаємодії:**
 - **Хижацтво:** один вид полює на інший.
 - **Паразитизм:** один організм живе за рахунок іншого, завдаючи йому шкоди.
 - **Симбіоз:** взаємовигідне співіснування двох видів.
 - **Коменсалізм:** один організм отримує вигоду, не завдаючи шкоди іншому.
 - **Конкуренція:** боротьба за ресурси між організмами одного або різних видів.

- **Внутрішньовидові взаємодії:** конкуренція за їжу, територію, партнера для розмноження, співіснування у групах, допомога між особинами одного виду.

Антропогенні фактори

Антропогенні фактори – це впливи людської діяльності на природне середовище:

- **Забруднення навколишнього середовища:** викиди шкідливих речовин у повітря, воду, ґрунт.

- **Знищення природних середовищ існування:** вирубка лісів, осушення боліт, урбанізація.

- **Інтродукція чужорідних видів:** завезення нових видів, які можуть стати інвазійними та витіснити місцеві види.

- **Зміни клімату:** підвищення температури, зміни кількості опадів.

- **Сільське господарство і промисловість:** використання пестицидів, добрив, зміни ландшафтів.

Комплексні групи факторів

Комплексні групи факторів – це поєднання різних екологічних факторів, які разом визначають умови існування організмів і функціонування екосистем. Взаємодія цих факторів створює складні екологічні ситуації, що можуть змінюватися в часі і просторі.

Групи факторів за впливом на організми

- **Обмежувальні фактори:** фактори, що обмежують розвиток і поширення організмів. Наприклад, нестача води може обмежувати поширення рослин у посушливих регіонах.

- **Фактори оптимуму:** фактори, значення яких найбільш сприятливі для життєдіяльності організмів. Наприклад, певний діапазон температур, який є оптимальним для росту певного виду рослин.

- **Стресові фактори:** фактори, що викликають стрес у організмів. Наприклад, забруднення середовища важкими металами.

- **Фактори толерантності:** діапазон значень факторів, у межах якого організм здатний виживати. Наприклад, деякі риби здатні жити як у солоній, так і в прісній воді.

Групи факторів за масштабом впливу

- **Локальні фактори:** впливають на невеликі площі або окремі організми. Наприклад, тінь від великого дерева.
- **Регіональні фактори:** впливають на великі території, як клімат або рельєф.
- **Глобальні фактори:** впливають на всю планету або значні її частини, наприклад, зміни клімату.

Взаємодія екологічних факторів

Екологічні фактори рідко діють ізольовано. Вони взаємодіють один з одним, утворюючи складні системи взаємовпливів. Наприклад:

- Зміни клімату (абіотичний фактор) можуть впливати на доступність води і їжі (біотичні фактори), що, в свою чергу, впливатиме на здоров'я та чисельність популяцій організмів.
- Забруднення води (антропогенний фактор) може змінювати хімічний склад ґрунтів (абіотичний фактор), що впливає на рослинність і тварин, які харчуються рослинами (біотичний фактор).

Екологічні та комплексні групи факторів відіграють ключову роль у формуванні екологічного середовища та визначенні умов життя організмів. Розуміння їхньої взаємодії допомагає зрозуміти, як змінюються екосистеми і які фактори впливають на їхню стійкість і продуктивність. Це знання є важливим для збереження біорізноманіття та ефективного управління природними ресурсами.

4.4. Екотоп, біотоп та екологічна ніша

Місце проживання (біотоп) – це адреса виду, а екологічна ніша – це рід його заняття. *Екологічна ніша* – діапазон (відповідно до абіотичних та біотичних факторів) умов, за яких живе і відтворює себе популяція. Більш загальним є таке формулювання: *екологічна ніша* – це загальна сума всіх вимог організму до умов існування, включаючи простір, який він займає, функціональну роль у співтоваристві (наприклад, трофічний статус) та його толерантність відносно факторів середовища – температури, вологості, кислотності, складу ґрунту та ін.

Три критерії визначення екологічної ніші можна визначити як просторову, трофічну та багатовимірну ніші. *Просторова ніша*, або *ніша місце-проживання*, може бути названа «адресою» організму. *Трофічна ніша* характеризує особливості живлення і, відповідно, роль організму у співтоваристві, ніби його «професію». *Багатовимірна ніша* – це ділянка гіперпростору, вимірами якого є різні екологічні фактори. Вона охоплює діапазони толерантності з кожного фактора.

Розрізняють фундаментальну (потенційну) і реалізовану ніші. У *фундаментальній* організм займає її за відсутності конкурентів, хижаків та інших ворогів, у якій фізичні умови оптимальні. *Реалізована ніша* – фактичний діапазон умов існування організму, який або менший, ніж у фундаментальній ніші, або дорівнює їй. Фундаментальну нішу називають ще *преконкурентною*, а реалізовану – *постконкурентною*.

Два види не можуть займати одну й ту саму екологічну нішу (*принцип Гаузе*). Цей принцип дав змогу збагнути, що для існування видів у конкурентних співтовариствах необхідні якісь відмінності їхніх екологічних ніш. Оскільки для кожної з конкуруючих сторін уникнення взаємодії вигідне, конкуренція відіграє роль потужного еволюційного фактора, що призводить до розподілу ніш, спеціалізації видів і виникнення видового різноманіття. Явище розподілу екологічних ніш у результаті міжвидової конкуренції називають *екологічною диверсифікацією*. Екологічна диверсифікація між існуючими разом видами здебільшого здійснюється за такими параметрами: просторовим розміщенням, раціоном живлення та розподілом активності в часі. Досить одного з перелічених параметрів, аби послабилась чи повністю зникла конкуренція.

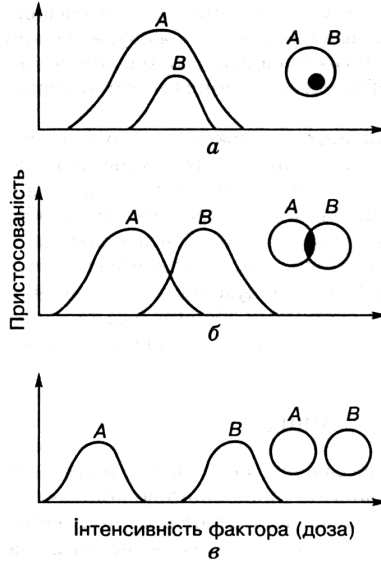


Рис. 4.2. Можливі взаємодії екологічних ніш видів а і 5 (за Піанкою)

Екологічна ніша може мати різну ширину за різними вимірами (трофічні зв'язки, просторовий розподіл тощо). Коли два організми різних видів використовують одні й ті самі ресурси, їхні ніші перекриваються. Перекривання може бути повним або частковим. Ніші можуть зовсім не перекриватися (рис. 4.2). Якщо ресурси є в недостатній кількості, то при перекриванні ніш виникає конкуренція. Остання тим інтенсивніша, чим більше це перекривання. Коли ніші повністю розділені (див. рис. 4.2, в), види, що їх населяють, не конкурують один з одним. Якщо екологічні ніші частково збігаються (див. рис. 4.2, б), види співіснують завдяки специфічності їхніх пристосувань (наприклад, особини одного виду займають схованки, недоступні для активнішого конкурента). Якщо ж ніша одного виду повністю включає в себе нішу іншого виду або ці ніші повністю перекриваються (див. рис. 4.2, а), відбувається конкурентне виключення одного з видів або витіснення домінуючим конкурентом свого суперника на периферію зони пристосування.

У природі особини кожного виду є об'єктами одночасно внутрішньовидової і міжвидової конкуренції. У разі посилення внутрішньовидової конкуренції відбувається диференціація виду. Останній займає більшу територію, поширюючись на менш сприятливі ділянки ареалу. Якщо переважає міжвидова конкуренція, то ареал зменшується до території з оптимальними умовами. Одночасно посилюється спеціалізація виду.

4.5. Розподіл організмів у популяції та межах ареалу

Етологічна структура відображає різноманітну поведінку особин у популяціях. Можна виділити особини, які ведуть умовно одиночний спосіб життя. Для таких особин не характерна прив'язаність до конкретної території та її охорона. Сімейний спосіб організації особин посилює зв'язок між батьками та потомками, що починає проявлятися у їх територіальній поведінці. Зграя – тимчасове об'єднання особин, функція якого – збільшення ефективності полювання, захисту та міграції. Цей тип етологічної структури притаманний риbam, птахам і ссавцям (вовкам). Стадо – тривале об'єднання особин, в якому відбуваються всі основні функції життя групи: добування корму, захист, міграція, виховання молоді тощо. Основа функціонування стада – домінування одних особин над іншими. Для стада характерний тимчасовий або постійний лідер, з якого беруть приклад інші особини. Колонія – група осілих особин протягом тривалого часу або на період розмноження. Колонії різняться за характером взаємовідносин особин. Найскладніші взаємовідносини притаманні суспільним комахам (мурахи, терміти, оси, бджоли, джмелі тощо). Встановлено, що етологічна структура популяцій видоспецифічна. Порушення її призводить до смерті всієї популяції, а не лише окремого її компонента (сім'ї, стада, колонії, зграї тощо).

Як популяції в межах виду, так і особини в межах популяції завжди розміщені нерівномірно. Це зумовлено гетерогенністю фізико-географічних та інших умов середовища, які приводять до нерівномірного розподілу трофічних ресурсів, місць захисту для тих або інших вікових груп особин.

Просторова структура популяції – характер розміщення в популяційному ареалі окремих особин і їх груп. Особини

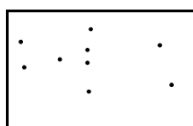
популяції в межах ареалу можуть бути розміщені випадково, рівномірно або плямисто.

Ці типи розподілу особин визначають як візуально, так і на підставі статистичних методів (співвідношення середньої кількості особин (\bar{x}) на конкретній площі та дисперсії (δ^2). Якщо це співвідношення близьке до одиниці – розміщення особин випадкове; якщо більше – групове; якщо менше – рівномірне (рис. 4.3).

Випадковий розподіл особин простежується в однорідному середовищі, коли організми не сконцентровані в групи. Такий тип розміщення особин є тоді, коли на особини популяції діють численні, але слабкі абіотичні та біотичні фактори. Будь-яке місце у просторі може бути зайняте особиною.

Рівномірний розподіл особин виникає тоді, коли на особин популяції діє декілька головних факторів. Такий тип розподілу властивий, наприклад, газонним культурам.

Плямистий (груповий, агрегований) розподіл найчастіше трапляється в природі (зграї птахів, рої бджіл, стада копитних). За такого розміщення особин простежується ефект групи, сутність якого полягає в тому, що на рівні групи зростає ймовірність виживання особин у мінливих умовах середовища.



a



б



в

Рис. 4.3. Розміщення особин у просторі: а – випадкове, б – рівномірне, в – групове

Популяції, в яких особини розміщені групами, більш урівноважені. Експериментами доведено, що в групі, наприклад, рої бджіл, зберігається достатньо тепла для їх виживання навіть за температури, коли гинуть окремі особини. Відомо також, що «крик» однієї тварини попереджає стадо, і воно вчасно реагує на небезпеку. Політ птахів шеренгою, клином або уступом збільшує аеродинамічний ефект крила.

Таких прикладів переваг групового розміщення особин можна навести багато. У літературі це називають принципом Оллі. Суть цього принципу полягає у тому, що агрегація в цілому сприяє виживанню популяції, але посилює антагонізм між особинами.

Причини агрегативності такі:

- векторний розподіл градієнта середовища;
- соціальна поведінка;
- розмноження;
- конкуренція.

Для багатьох видів агрегативність із часом замінює ізоляція. Це характерно, наприклад, для таких птахів, як лелеки, лебеді, гуси, які в період гніздування відокремлюються, а восени збираються у зграї для відлітання у вирій. Групи особин у межах популяції можуть мати свою ієрархію. Для хребетних усередині їх популяцій можна виділити три типи інтеграції: неорганізовані (косяки пелагічних риб, які прямують на нерест); групи, організовані на засадах просторових контактів (колонії птахів, гризунів); стійкі багаторічні групи (у багатьох приматів). Розподіл особин в ареалі популяції значно залежить також від радіуса репродуктивної активності – відстані між місцем народження та місцем розмноження для 95% особин конкретного покоління.

Зазначимо, що особини у групах можуть розміщуватися по-різному: дифузно, за острівним типом і вервечкоподібно, а також комбіновано (рис. 4.4).

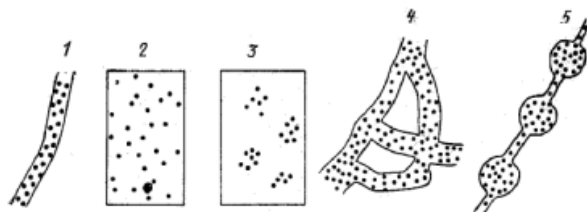


Рис. 4.4. Схема стрічкового (1), дифузного (2), острівного (3), сітчастого (4) та вервечного (5) розподілу особин (або малих скупчень особин) у природних популяціях

Дослідження метапопуляційної організації видів – новий напрямок екології взагалі та популяційної зокрема. Його інтенсивно розробляє Ілка Ганський (Ілка Hansky) – відомий фінський еколог. Доцільно звернути увагу на те, що метапопуляція відрізняється від континуальної популяції, яка також складається із субпопуляційних груп тим, що між ними (частковими популяціями у розумінні Й. Царика та В. Кияка) обмін генетичним матеріалом обмежений. У континуальній популяції обмін генетичним матеріалом відбувається за естафетним принципом. До складу метапопуляції відносять також потенційно можливі для заселення особинами місця, а також ті, які особини вже залишили.

Багатьом видам рослин і тварин притаманна метапопуляційна організація, яка тісно пов'язана із просторовим розміщенням особин. Термін метапопуляція увів у літературу Р. Левінс (1970). Цей термін означає популяцію популяцій, тобто популяція складається із субпопуляцій (часткових популяцій), між якими хоча б раз за покоління відбувається обмін генетичним матеріалом (діаспорами, пилком, вегетативними зачатками, заплідненою самкою або статевозрілим самцем).

З'ясовано, що види, які формуються із метапопуляцій, менш уразливі до дії негативних абіотичних і біотичних, а також антропогенних чинників.

4.6. Географічна мінливість популяції

Географічна мінливість популяції – це явище, яке описує, як популяції одного виду змінюються в різних географічних районах. Ці зміни можуть бути викликані різними екологічними факторами, адаптацією до місцевих умов, генетичними відмінностями, а також впливом історичних та еволюційних процесів. Розглянемо це питання більш детально.

Визначення і значення географічної мінливості

Географічна мінливість популяції стосується змін у характеристиках популяцій одного виду, які живуть у різних географічних місцевостях. Ці зміни можуть включати:

- **Морфологічні відмінності:** зміни у формі, розмірах і структурі організмів.
- **Фізіологічні відмінності:** зміни у функціонуванні організмів, наприклад, різна толерантність до температурних умов.
- **Генетичні відмінності:** зміни у генетичному матеріалі, які можуть проявлятися у вигляді різних алейних частот або навіть формування підвидів.
- **Поведінкові відмінності:** зміни у поведінці організмів, які можуть бути адаптивними до різних екологічних умов.

Причини географічної мінливості популяції

Екологічні фактори

- **Кліматичні умови:** Температура, вологість, кількість опадів, тривалість дня впливають на адаптації організмів. Наприклад, різні популяції одного виду можуть мати різну стійкість до морозу чи посухи.
- **Ґрунтові та водні умови:** Типи ґрунтів і доступність води можуть впливати на ріст і розвиток рослин, а також на розподіл і чисельність тварин.
- **Рельєф і висота над рівнем моря:** Впливають на доступність ресурсів, мікроклімат і умови проживання.
- **Біотичні фактори:** Взаємодії з іншими видами, такими як конкуренція, хижацтво, симбіоз, можуть сприяти виникненню географічної мінливості.

Генетичні фактори

- **Генетичний дрейф:** Випадкові зміни у частотах алелей можуть призводити до відмінностей між популяціями, особливо у випадку ізольованих популяцій.
- **Генетичний потік:** Обмін генетичним матеріалом між популяціями через міграцію особин сприяє зменшенню генетичних відмінностей між популяціями.
- **Мутації:** Нові мутації можуть накопичуватися в окремих популяціях, що призводить до їхньої генетичної різноманітності.

Еволюційні процеси

- **Природний добір:** Сприяє виживанню та розмноженню особин, які найбільш пристосовані до конкретних умов середовища.
- **Сексуальний добір:** Вибіркове парування може впливати на генетичну структуру популяції та сприяти виникненню географічної мінливості.
- **Ізоляція:** Географічна ізоляція (гори, річки, океани) може перешкоджати обміну генетичним матеріалом між популяціями, сприяючи їхній диференціації.

Форми географічної мінливості

Клінальна мінливість

Клінальна мінливість – це поступові зміни характеристик популяцій вздовж екологічного або географічного градієнта. Наприклад, поступове збільшення розмірів тіла у тварин від півдня до півночі у зв'язку зі зміною температурних умов.

Екотипи

Екотипи – це місцеві форми виду, які адаптовані до специфічних умов середовища. Вони можуть мати суттєві морфологічні, фізіологічні або поведінкові відмінності. Наприклад, рослини одного виду, що ростуть на різних висотах, можуть відрізнятися за формою листків або швидкістю росту.

Географічні раси

Географічні раси – це групи популяцій одного виду, які мають стабільні генетичні та фенотипічні відмінності внаслідок

тривалої географічної ізоляції. Вони можуть перетворитися на нові види при подальшій ізоляції і дивергенції.

Приклади географічної мінливості

- **Бергманове правило:** Теплокровні тварини більших розмірів зазвичай живуть у холодніших кліматичних умовах, щоб зменшити втрати тепла.

- **Глогерове правило:** Тварини, які живуть у більш вологих середовищах, мають темніше забарвлення, що допомагає їм краще адаптуватися до місцевих умов.

- **Рослини пустель:** Різні популяції одного виду можуть мати різні адаптації до посухи, такі як розвинена коренева система або здатність зберігати воду.

Наслідки географічної мінливості

Збереження біорізноманіття

Географічна мінливість сприяє збереженню генетичної різноманітності, що підвищує стійкість видів до змін навколишнього середовища та дозволяє їм адаптуватися до нових умов.

Еволюційні зміни

Внаслідок географічної мінливості можуть виникати нові види. Географічна ізоляція і адаптація до різних умов можуть призвести до виникнення репродуктивних бар'єрів між популяціями.

Вплив на збереження видів

Розуміння географічної мінливості є важливим для розробки стратегій збереження видів. Воно допомагає визначити критичні популяції та середовища, які необхідно захищати.

Географічна мінливість популяції є ключовим аспектом екології та еволюційної біології. Вона показує, як організми адаптуються до різних умов середовища і як різні фактори впливають на їхнє виживання та розвиток. Розуміння цього явища має важливе значення для збереження біорізноманіття і управління природними ресурсами.

ТЕМА 5

ДИНАМІКА ТА ЕВОЛЮЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ

- 5.1. Динаміка чисельності
- 5.2. Зростання чисельності популяції
- 5.3. Виживання популяції
- 5.4. Швидкість відновлення популяції
- 5.5. Обмежувальні чинники зростання популяції
- 5.6. Причини вимирання популяцій

5.1. Динаміка чисельності

Кожна популяція, як і будь-яка біологічна система, мінлива у просторі та часі. Мінливість популяції проявляється у першу чергу в динаміці чисельності особин.

Динаміка чисельності популяцій визначається такими процесами: народженням особин та імміграцією; смертністю й еміграцією. У природних популяціях рослин і тварин основа динаміки – народжуваність і смертність, менше – імміграція й еміграція.

Народжуваність – здатність популяції до омолодження та збільшення чисельності. Розрізняють максимальну (фізіологічну) народжуваність як теоретично можливу появу нових особин за ідеальних умов без впливу лімітуючих факторів. Ця характеристика є сталою для певного виду та популяції. У переважній більшості аналізують екологічну народжуваність, яка означає омолодження, збільшення чисельності особин у популяції за реальних умов. Ця величина змінюється залежно від вікового стану особин та інших факторів.

Народжуваність залежить від кількості особин, що народилися за певний проміжок часу, її позначають ΔNn (кількість особин за проміжок часу Δt). Ще розрізняють, **питому народжуваність** b як співвідношення $(\Delta Nn/N \cdot \Delta t) \cdot 100$, де N – загальна кількість особин у популяції.

Смертність характеризують кількістю особин, що загинули у популяції з будь-якої причини за одиницю часу. Розрізняють мінімальну смертність (смертність, спричинену процесом старіння за ідеальних умов, значення її сталие для

популяції) та екологічну або реалізовану смертність (відображає загибель особин за реальних умов середовища та залежить від типу популяції (стара, зріла)). **Питома смертність d** – це $\Delta Nm/\Delta t$, де ΔNm – кількість відмерлих особин за певний проміжок часу.

Різниця між питомою народжуваністю та питомою смертністю означає виживання (r), яке виражають формулою:

$$r = b - d.$$

5.2. Зростання чисельності популяції

Зростання чисельності популяції описують **експоненційними** та логістичними кривими.

Експоненційне зростання відбувається тоді, коли нема лімітуючих факторів. Прикладом у цьому випадку може бути зростання популяції особин мухи. Чисельність нащадків розраховують на підставі кількості особин жіночої статі. У разі відкладання однією самкою 120 яєць за умов співвідношення статей 1:1 через сім поколінь кількість мух досягла б $6,5 \cdot 10^{12}$ особин, якщо маса однієї особини 0,1 г це 28 тис. т. Таке розмноження описують рівнянням:

$$\Delta N / \Delta t = bN - dN = rN,$$

де N – кількість особин у популяції в конкретний момент; b – народжуваність; d – смертність; r – питома швидкість росту.

Якщо r – стала, то зростання популяції відбувається за експоненційним законом, у логарифмічному вигляді це відображає пряма, а рівняння таке:

$$d \ln N / dt = r \ln N t - \ln N_0 = r t,$$

де $N t$ – кількість особин у момент t ; N_0 – початкова чисельність; r – характеристика крутості нахилу прямої до осей графіка (рис. 5.1).

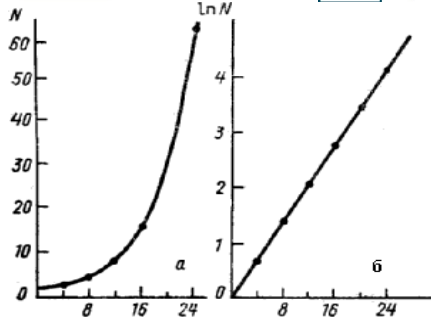


Рис. 5.1. Експоненціальне зростання гіпотетичної популяції одноклітинного організму, який ділиться що чотири години (за А. Гіляровим, 1990): *a* – арифметична шкала, *б* – логарифмічна шкала

Логістичне зростання – зростання популяції в реальному середовищі, де існують обмежувальні фактори, які стримують її розвиток, і вона досягає межі, коли кількість народжених особин дорівнює числу відмерлих, а $r = 0$. Тоді розмір популяції залежить від ємності середовища K , – тобто наявності ресурсів. Можна записати таке рівняння:

$$dN / dt = r N (K - N) / K.$$

Якщо $N = 0$, то $K / K = 1$, і тоді рівняння характеризує експоненційне зростання. У випадку $N = K$, маємо:

$$(K - N) / K = 0, r = 0,$$

і крива переходить у пряму та формує плато.

Тобто ці два рівняння відображають зростання популяції на початку заселення нею простору і рівноважний стан, якого вона набуває, заселивши простір (рис. 4.6).

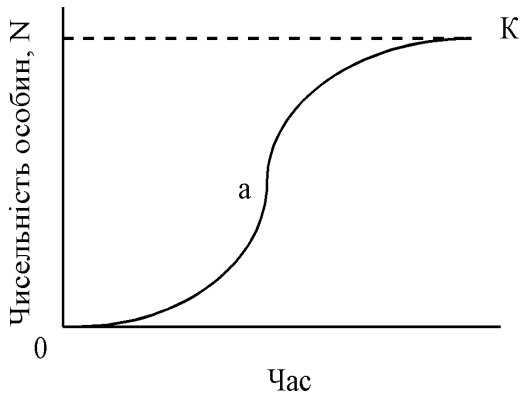


Рис. 5.2. Логістична модель зростання популяції:
 a – крива росту популяції, K – ємність середовища

У подальшому внаслідок флуктуації ресурсів ця крива може ускладнюватися та набувати вигляду, як на рис. 4.7, де відображено циклічну динаміку, що може бути зумовлена як ендогенними, так і екзогенними причинами (сезонні чи річні зміни наявності доступного корму тощо).

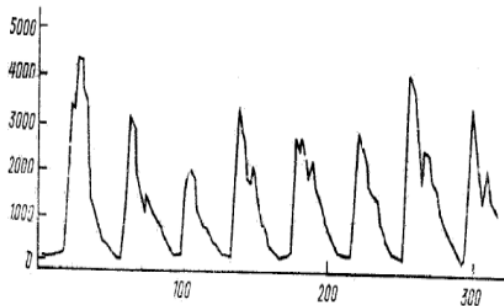


Рис. 5.3. Циклічні коливання чисельності дорослих мух *Lucia cuprina* за реальних умов

5.3. Вживання популяції

Вживання популяції характеризує її біологічну сутність і визначає особливості співвідношення між народжуваністю та

смертністю особин залежно від їх віку або вікового стану. Для того, щоб визначити виживання популяції, будують демографічні таблиці (табл. 5.1).

Таблиця 5.1
Вживання гіпотетичної популяції за Я.П. Дідухом (1998)

Вік особин	Кількість особину момент обліку	Питоме виживання	Кількість особин, що відмерли від x до $x+1$	Питома смертність	Кількість нащадків, народжених однією самкою	Питома народжуваність
0	20	1,00	4	0,20	0	0,00
1	16	0,80	4	0,20	0	0,00
2	12	0,60	4	0,20	2	0,20
3	8	0,40	4	0,20	4	1,60
4	4	0,20	2	0,10	4	0,80
5	2	0,10	1	0,05	2	0,20
6	1	0,05	1	0,05	1	0,05
7	0	0,00	0	0,00	0	0,00

Примітка: q_x обчислено за формулою d_x/n_x

У таблицю заносять такі дані: вік особин (x); кількість живих особин на момент обліку (n_x); частка особин, які не досягли відповідного віку x , тобто питоме виживання L_x ; кількість особин, що загинули від початку інтервалу x до наступного інтервалу $x+1$ (d_x); смертність в інтервалі x , тобто питому смертність (q_x); народжуваність на одну самку (m_x); питому народжуваність $m_x L_x$. Початок віку обирають умовно, залежно від об'єкта та поставлених завдань. Вікові класи виділяють з огляду на біологічні особливості виду. Це можуть бути роки, місяці, дні, години з урахуванням тривалості життя й особливостей життєвого циклу. Всі дані обчислюють статистично. До уваги здебільшого беруть лише самок.

На підставі даних щодо частки особин, які дожили до певного віку (L_x), залежно від віку x можна побудувати криві

виживання (рис. 5.4). **Крива I** означає малу смертність особин протягом життя, лише на старості всі організми різко вмирають. Така крива властива людині в розвинених країнах, а також дрозофілі. **Крива III** ілюструє інший варіант, коли значна частина особин гине на початкових етапах онтогенезу, а в подальшому цей процес уповільнюється (більшість живих організмів: риби, комахи, рослини).

Крива II характеризує залежність смертності від віку (птахи, рослини після проростання та вкорінення тощо). У природних умовах реальні криві виживання є комбінацією цих типів залежно від стадії розвитку популяції, віку та умов середовища.

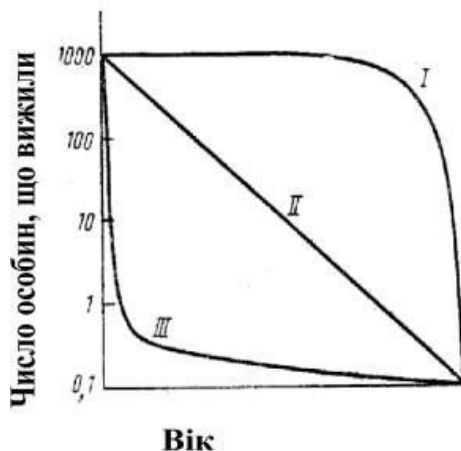


Рис. 5.4. Головні типи кривих виживання особин(пояснення в тексті)

5.4. Швидкість відновлення популяції

Важливим показником оцінки швидкості відновлення популяції є питома народжуваність, тобто кількість нащадків, що їх народжує самка за одиницю часу в кожному віковому стані, тобто $m_x l_x$. Сума усіх самок популяції ($\sum m_x l_x$) характеризує чисту швидкість розмноження R_0 , яка відображає наскільки збільшується популяція за одне покоління. Значення

цієї величини змінюється залежно від біологічних особливостей виду. Якщо $R_0 = 1$, то популяція перебуває в рівновазі. Такий стан притаманний зрілій популяції, яка живе в стабільних умовах.

5.5. Обмежувальні чинники зростання популяції

Чисельність особин будь-якої популяції могла б збільшуватися в геометричній прогресії, якби на неї не діяли обмежувальні фактори (ресурси, конкуренція, ендегенні причини). Щільність популяції регульована рівновагою між внутрішнім для даної популяції потенціалом зростання та впливом зовнішніх чинників (середовищем, ресурсами, конкуренцією тощо).

А.М. Гіляров навів три можливі варіанти гальмування росту чисельності популяції тварин: 1) збільшення стресових станів, що спричиняє зниження народжуваності та збільшення смертності; 2) збільшення міграції з оптимальної зони в крайову, де смертність більша; 3) зміна генотипу, що призводить до заміни особин зі швидким розмноженням такими, що розмножуються повільно.

Механізми гальмування росту чисельності популяцій спрацьовують із затримкою, що зумовлює її коливання, які виявляються на великих проміжках часу. Для багатьох видів тварин характерні циклічні коливання чисельності з інтервалом 3–10 років. Причини таких коливань ще до кінця не вивчені, їх не завжди можна пов'язати зі змінами клімату.

Водночас відомо, що чисельність особин можна обмежити трофічними зв'язками. Найяскравіше така залежність простежується в системі «жертва – хижак», чисельність компонентів якої взаємопов'язана (рис. 5.5).

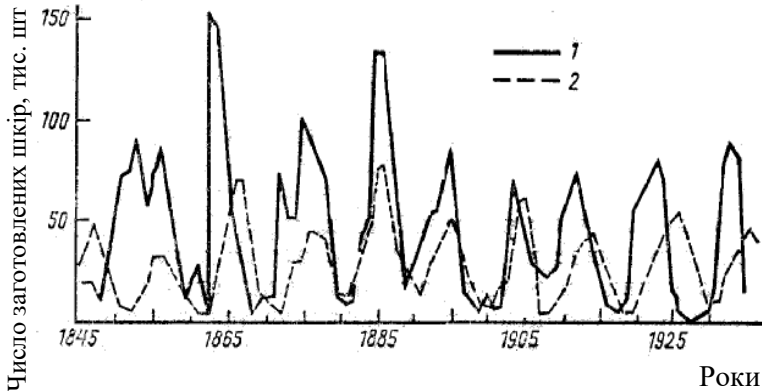


Рис. 5.5. Коливання чисельності зайця (*Lepus americanus*) (1) і риси (*Lynx lynx*) (2) у Канаді за матеріалами заготівлі шкір компанією Гудзон-Бей

5.6. Причини вимирання популяцій

Локальне вимирання особин на територіях, які охороняють, змусило вчених замислитися над тим, які фактори зумовлюють цей процес, якщо угруповання та види пристосовані до даного середовища. Річард Б. Прімак (2002) виділив такі **причини вимирання: руйнування оселищ; фрагментація, деградація; глобальна зміна клімату; надмірна експлуатація ресурсів; інвазія екзотичних видів; хвороби.** Уважають, що найбільше руйнування біотичних угруповань відбулося за останні 150 років, коли населення планети зросло з 1 млрд у 1850 р. до 2 млрд у 1930 р., а на 12 жовтня 1998 р. становило 6 млрд. Прогнозують, що в 2050 р. населення Землі досягне 10 млрд.

Людство несе повну відповідальність за швидкі темпи збіднення *біотичного різноманіття*. Водночас постає питання, чи зростання населення призводить до пропорційного збільшення втрат біотичного різноманіття? Намагатимемося відповісти на це запитання. Слід за Р.Б. Прімаком розглянено головні фактори загрози для видового різноманіття на популяційному рівні.

Руйнування місць проживання (оселищ). Цей фактор – один із головних факторів загрози біотичному різноманіттю. Руйнування оселищ може бути як повним, так і з пошкодженнями у вигляді забруднень, фрагментації. Найнегативніші наслідки має руйнування болотистих територій і водних екосистем (дренаж, греблі, меліорація тощо), степів, гірських територій, коралових рифів, опустелення тощо. Нині у світі налічують 9 млн. км² деградованих земель.

Фрагментація оселищ (інсуляризація). Крім цілковитого руйнування площі, простежується також розділення її на дрібні шматки дорогами, полями, городами, лініями електропередач, тобто деградованими територіями. Фрагменти відрізняються від раніше суцільної площі тим, що вони мають значно більшу протяжність примежових зон, центр кожного фрагмента розташований близько до краю. Все це впливає на функціонування популяцій, зокрема на можливість розселення особин, зоохорії тощо. Фактично змінюються трофічні ланцюги, що позначається на функціонуванні екосистеми. У таких фрагментах імовірність зникнення окремих груп особин суттєво зростає, оскільки вони потрапляють під дію інбридінгу та дрейфу генів.

Крайовий ефект. У примежових зонах порівняно із серединою угруповань змінюється освітленість, температура повітря та ґрунту, швидкість вітру тощо. Якщо зміни проникають у середину угруповань, де ростуть види, вузько пристосовані до певних абіотичних факторів, це призводить до зниження життєздатності їх популяцій, туди починають потрапляти особини видів рудеральної стратегії. Це все посилює ефект дестабілізації угруповань.

Деградація та забруднення місць. Можливі випадки, коли територія не піддається явному впливу зовнішніх чинників, однак ці чинники діють у малій дозі (наприклад, викиди заводів, автомобілів), що не супроводжується візуальними змінами. Серед забруднень перше місце доцільно відвести забрудненню територій пестицидами. На цей вплив уперше звернув увагу у 1962 р. Річард Карсон у книзі «Мовчазна весна». Не менш важливим чинником зниження

рівня біорізноманіття є забруднення вод, яке призводить до зникнення риб і моллюсків, а відтак – до збіднення раціону людини та зміни якості води як середовища життя гідробіонтів.

Забруднення повітря. Головний негативний чинник – кислотні дощі, які формуються з оксидів азоту та сірки. Для кислотних дощів характерна комплексна дія, вони впливають на фізико-хімічні властивості води, ґрунту та безпосередньо на тіло організмів.

Утворення озону. Унаслідок функціонування електростанцій, автомобілів у повітря потрапляють вуглеводні та оксиди азоту, які під впливом сонячного світла вступають у реакцію, унаслідок якої утворюється озон. Відомо, що озон у приземних шарах повітря шкідливий для біотичних систем. Що стосується забруднення токсичними металами (свинець, цинк тощо), наслідки цього впливу особливо яскраво простежуються навколо металургійних комбінатів.

Глобальне потепління клімату. Вважається, що потепління клімату завдяки «парниковим газам» – об'єктивна тенденція. Навіть у випадку суттєвого зниження рівня викиду CO_2 , молекула цього газу існує в атмосфері в середньому 100 років, а потім асимілюється автотрофними організмами.

Надмірна експлуатація ресурсів. Безумовно, збільшення кількості людей зумовлює різке зростання експлуатації ресурсів. Переважно їх експлуатація нераціональна. Наприклад, в Америці на одного американця припадає в 243 рази більше паперу, ніж на одного жителя Індії і в 43 рази більше бензину.

Ще одна причина втрати біотичного різноманіття – наявність **інвазійних видів**. Прикладом такого впливу може слугувати зникнення багатьох ендемічних видів моллюсків Французької Полінезії внаслідок інтродукції туди хижого моллюска *Englandia rosea*, а також інтродукція в оз. Вікторія нільського окуня тощо. Таких прикладів можна навести багато. Причини інтродукції можуть бути різні, зокрема, колонізація Європи вихідцями з інших країн, садівництво та сільське господарство, випадкове заселення, екзотичні забаганки сучасних олігархів тощо.

Хвороби. З'ясовано, що ймовірність захворювання тварин

і рослин зростає в розбалансованих екосистемах, а також у системах, де простежуються часті контакти між дикими та домашніми тваринами, рослинами.

Біотехнологія. Використання генетично поліпшених сільськогосподарських культур зростає, а одночасно посилюється й небезпека впливу генетично модифікованих організмів (ГМО) на біотичне різноманіття. З огляду на це, у 2000р. підписано Картахенський протокол із біологічної безпеки, який спонукає країни-виробники ГМО дотримуватися безпеки їх транспортування, зберігання та використання.

Наведені вище чинники є загальними. У кожному конкретному випадку необхідно проводити тривалі дослідження щодо причин вимирання тих чи інших популяцій на певних територіях. Загального рецепту щодо причин вимирання популяцій немає.

ТЕМА 6**ВЗАЄМОДІЯ ПОПУЛЯЦІЙ****6.1. Конкуренція****6.2. Хижацтво****6.3. Детритофагія****6.4. Мутуалізм****6.1. Конкуренція**

Жодний організм, жодна популяція на Землі не існують поза взаємодією з іншими організмами та їхніми популяціями.

Тому зникнення одного виду може призвести до загибелі інших. Форми, в яких може виявитись взаємодія природних популяцій різних видів, різноманітні. Будь-яка їхня типологія (класифікація) є дещо умовною. Розглянемо деякі із взаємовідношень між популяціями.

Конкуренція – це така взаємодія, за якої один організм використовує ресурси, доступні для іншого організму, або міг би їх використовувати.

Таким ресурсом може бути не лише їжа, а й територія. Розрізняють внутрішньо- і міжвидову конкуренцію. Внутрішньовидова конкуренція виявляється тоді, коли особини одного виду мають подібні потреби, і в разі обмеження ресурсу (їжі) настає момент, коли його не вистачає. Це в кінцевому підсумку призводить до зниження життєвості особин і рівня розмноження.

Виділяють дві форми внутрішньовидової конкуренції: експлуатаційну, коли особини безпосередньо не взаємодіють між собою, але кожна особина отримує ту частку ресурсу, яка залишилась від іншої(их), та інтерференційну. Інтерференційна форма взаємодії полягає в тому, що особина заважає іншій особині використовувати ресурс («охорона» території, заселення місць тощо). Інтенсивність конкуренції залежить від щільності популяцій. 43 Внутрішньовидова конкуренція впливає на народжуваність, смертність, розподіл особину у просторі, біомасу.

Міжвидова конкуренція – це такий тип взаємодії між особинами різних видів, який може призвести до витіснення

одних і домінування інших (принцип Гаузе), а в іншому випадку - до динамічної рівноваги, як це показано на рис. 6.1.

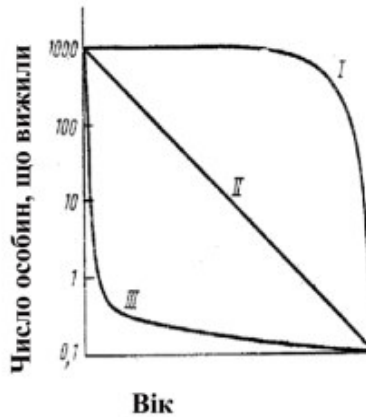


Рис. 6.1. Головні типи кривих виживання особин

Зменшення чисельності особин жертви обов'язково через певний проміжок часу призведе до зниження чисельності хижаків. У природі оцінити конкуренцію дуже важко, оскільки функціонування популяцій визначається багатофакторністю середовища, завдяки чому екологічні ніші популяцій різних видів розмежовані.

У випадку перекривання екологічних ніш напруженість конкурентних відношень зростає, і це може призвести до витіснення з цієї території особин іншого виду.

Окрім того, доцільно пам'ятати й те, що ресурсам властива динаміка в часі, а це призводить до того, що особини різних видів з порівняно однаковими потребами можуть існувати на одній території, маючи різну чисельність особин.

6.2. Хижацтво

Не менш важливою формою взаємовідносин особин різних видів є **хижацтво** – процес поїдання одних живих організмів іншими. Хижаків поділяють на чотири групи: справжні хижаки вбивають жертву відразу; пасовищні поїдають частину жертви, яка відростає або поновлюється (корови,

п'явки); паразитоїди відкладають яйця, а личинки поступово з'їдають жертву (оси, лускокрилі); паразити поїдають частини жертви, і тісно пов'язані з нею.

6.3. Детритофагія

Детритофагія – важлива передумова кругообігу речовин та потоку енергії в екосистемах. Цей тип взаємовідношень виникає в системі «мертві організми та їхні частини – живі організми» і призводить до розкладу «мертвої органіки». Функцію розкладу виконують редуценти (бактерії та гриби), власне детритофаги (тварини, що живляться мертвою органікою) і капрофаги 44 (організми, які живляться екскрементами).

Всі ці групи організмів можна зачислити до детритофагів [2]. Їх поділяють на такі групи: мікрофауна та мікрофлора (до 100 мкм) – бактерії (Bacteria), гриби (Fungi), найпростіші (Protozoa), нематоди (Nematoda) та коловертки (Rotatoria); мезофауна (0,1–2 мм) – кліщі (Acari), ногохвісточки (Collembola), енхитреїди (Enchytraidae), а також безвусикові (Protura), двохвісточки (Diplura), деякі несправжні скорпіони (Chelonetni) та ін.; макрофауна (ширина тіла 2–10 мм) – косариками (Orniliones), мокриці (Isopoda), бокоплавці (Amfipoda), деякі губоногі (Chilopoda), багатоніжки (Diplopoda), дощові черв'яки (Megadrili), личинки жуків (Coleoptera), павуки (Araneida), слимаки (Mollusca); мегафауна (більше 20 мм) – крім безхребетних, до цієї групи можна також зачислити деякі види мишоподібних гризунів, птахів, також хижих ссавців (борсуки) та деяких ротичних.

Виявлено цікаву екологічну закономірність, згідно з якою співвідношення мікро-, мезо- та макрофауни змінюються залежно від кліматичних зон. У тропічній зоні переважає макрофауна, а в північній – мікрофауна.

6.4. Мутуалізм

Важливим для життєдіяльності деяких видів організмів є **мутуалізм** – тип взаємодії між особинами різних видів, що дає їм користь. Прикладом мутуалізму є мікориза рослин, симбіоз

гриба і водорості, азотфіксувальні бактерії. Мутуалізм з високим ступенем спеціалізації називають симбіозом.

Такий тип взаємодії простежується між жуйними тваринами та найпростішими і бактеріями, що живуть у рубцях їхнього шлунку за певного значення рН.

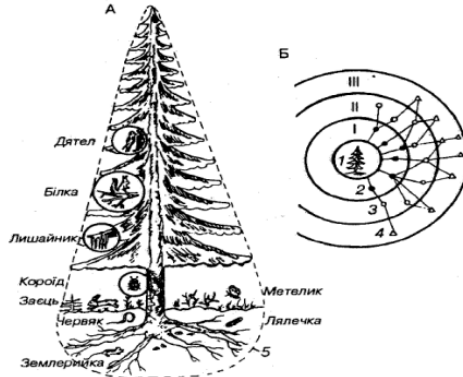


Рис. 6.2. Обсяг і будова консорції (За [6]): А – схематичне зображення консорції, штриховою лінією позначена межа консорції;

Б – схематична консорція; 1 – ядро (детермінант) консорції; I–III – концентри; 2 – консорти першого порядку; 3 – консорти другого концентру; 4 – консорти третього концентру

Найяскравіше взаємовідношення між особинами різних видів організмів виявляються на рівні консорції – сукупності особин, у центрі якої перебуває організм будь-якого автотрофного або гетеротрофного виду, з яким пов'язані трофічними, топічними, фабричними, форитичними зв'язками особини інших видів, і під впливом їхньої взаємодії формується 46 специфічне мікросередовище. Таку консорцію називають індивідуальною. Якщо в центрі (ядрі) консорції розглядають популяцію, то це популяційна консорція. Консорція – елементарна екологічна система, в якій відбувається біотичний кругообіг і потік енергії [24] (рис. 6.2).

Ні один організм не існує поза консорцією. Він є ядром своєї консорції і елементом (складовою частиною) консорції особин інших видів. Смерть ядра консорції (особини, популяції)

призводить до смерті облігатних (обо'язкових) консортів і порушення життєдіяльності факультативних (не обов'язкових). Зазначимо, що дослідження консорцій – надзвичайно актуальне завдання екології.

Від його вирішення значно залежить ефективність заходів, які розробляють з метою охорони тих чи інших видів, їхніх угруповань, реінтродукції, акліматизації та експлуатації біотичних ресурсів.

ТЕМА 7. АДАПТАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ. БІОГЕОЦЕНОЗ ТА ЕКОСИСТЕМА

- 1. Поняття «біогеоценоз», «екосистема»**
- 2. Властивості екосистем**
- 3. Класифікація та компоненти екосистеми**
- 4. Продукційний процес. Біологічна продуктивність екосистем**
- 5. Основні екосистеми світу**
- 6. Загальні принципи стійкості екосистем та їх саморегуляція**

7.1. Поняття «біогеоценоз», «екосистема»

У 1935 р. англійський ботанік А. Тенслі вперше ввів в екологію термін «екосистема». Екосистеми є основними структурними одиницями які складають біосферу. Тому поняття про екосистеми надзвичайно важливе для аналізу усього різноманіття екологічних явищ.

Під системою, взагалі, розуміють упорядковано взаємодіючі і взаємозалежні компоненти що утворюють єдине ціле. Співтовариство живих організмів і неживе середовище, що функціонують спільно й утворюють екологічну систему або екосистему.

Екосистема – це комплекс організмів і водночас середовище їхнього існування з усіма взаємозв'язками і взаємодією між ними. Найбільш важливою ознакою екосистем є їхнє формування з живих організмів із різними типами живлення.

У природі до екосистем обов'язково входять: продуценти, що забезпечують акумуляування сонячної енергії та створення органічної речовини; консументи, що здійснюють її переробку; редуценти, що утилізують відходи життєдіяльності продуцентів і консументів.

Існує декілька визначень що таке екосистема.

I. Екосистема – єдиний природний організм, створений за тривалий період живими організмами і середовищем їхнього існування і де всі компоненти тісно пов'язані шляхом обміну речовиною та енергією.

II. Екосистема – сукупність організмів, що спільно живуть, і умов їхнього існування, що знаходяться в закономірному взаємозв'язку один з одним і утворюють систему взаємообумовлених біотичних і абіотичних явищ і процесів.

III. Екосистеми – термодинамічно відкриті, функціонально цілісні системи, що існують за рахунок надходження з навколишнього середовища енергії і частково речовини і які саморозвиваються і саморегулюються.

Розмір екосистеми визначається тим простором, при наявності якого можливе здійснення процесів саморегуляції і самовідновлення сукупності складових компонентів і елементів екосистеми, що створюють середовище.

Екосистеми бувають різноманітних розмірів, простими і складними, штучними (акваріум, теплиця, пшеничне поле, населений космічний корабель) і природними (озеро, ліс, океан).

Розрізняють водні і наземні екосистеми. Всі вони утворюють на поверхні планети шроекату мозаїку. При цьому в одній природній зоні зустрічається багато схожих екосистем. Вони можуть об'єднуватися в однорідні комплекси або можуть бути розділені іншими екосистемами. Члени угруповання так тісно взаємодіють із середовищем проживання, що біоценоз часто важко розглядати окремо від біотопу.

Наприклад, ділянка землі – це не просто «місце», але і певна кількість ґрунтових організмів і продуктів життєдіяльності рослин і тварин. Тому їх об'єднують під назвою біогеоценозу: «біотоп + біоценоз = біогеоценоз». Поняття біогеоценозу ввів російський учений В. Сукачов у 1942 р.

Біогеоценоз – сукупність на визначеній частині земної поверхні однорідних природних явищ (склад атмосфери, гірських порід, рослинності, тваринного світу та світу мікроорганізмів), які мають свою специфіку взаємодій компонентів і визначений тип обміну речовин та енергії, перебуває в поспішному русі і розвитку.

Отже, **біогеоценоз** – це елементарна наземна екосистема, наземна форма існування природних екосистем. Незважаючи на те, що біогеоценоз і екосистема, за висловлюванням Ю. Одума, є синонімами, окремі дослідники вкладають у ці поняття різний

зміст і використовують їх довільно, не беручи до уваги сутність цього явища.

Це вносить певний безлад у розуміння цих понять, що шкодить і науковцям, і практикам. Якщо погодитися з тим, що екосистема є об'єктом вивчення екології, то доведеться визнати, що всі живі організми (рослинного, тваринного і мікробного походження) перебувають у постійній взаємодії між собою, і з усіма останніми косними факторами середовища існування. Крім того, вони виконують величезну роботу, пов'язану з обміном речовини і перетворенням її в енергію, що не дає підстав обмежуватися лише констатацією зв'язків живих організмів з косними факторами у вигляді єдиної фізичної системи.

Отже, терміни «*біогеоценоз*» і «*екосистема*» можна вважати синонімами лише в тому випадку, коли вони розглядаються як біоценоз, який займає певну ділянку земної поверхні з подібними атмосферними, літосферними, гідросферними умовами і характеризується однорідністю взаємозв'язків і взаємовпливів усередині біоценозу та зв'язків з його середовищем місцезростання, наявністю в цьому комплексі живої і неживої природи кругообігу речовини й енергії.

Хоча *біогеоценоз* – це однорідна ділянка земної поверхні, але її однорідність є відносною, оскільки в середині біогеоценозу нема жодної суттєвої біоценологічної, геоморфологічної, гідрологічної і ґрунтовогеохімічної межі.

Однак, досить невизначеною залишається міра цієї відносності: з одного боку, біогеоценози мають певну просторову (вертикально-горизонтальну) структуру і є сукупністю підсистем, з іншого боку, дуже часто біогеоценози не мають різких меж між собою і тому їх дуже важко розмежувати «в натурі». Е.М. Лаврінко і М.В. Диліса (1968) запропонували дуже влучне визначення: «біогеоценоз – екосистема в межах фітоценозу», адже після встановлення меж біогеоценозу цей природний об'єкт можна вивчати як екосистему. Але, як відомо, просторова структура фітоценозу є дуже неоднорідною і строкатою, а тому виділити межі з сусіднім фітоценозом непросто.

Це пояснюється й тим, що одні фітоценологію вважають рослинний покрив дискретним і виділяють його межі, інші ж схиляються до думки про континуум, або ж неперервність, рослинного покриву і доводять неможливість встановлення цих меж. Отже, **біогеоценоз** – це сукупність рослинності, тваринного світу, мікроорганізмів і певної ділянки земної поверхні, які пов'язані між собою обміном речовин та енергії.

Однією із загальних і обов'язкових ознак біогеоценозу є взаємодія автотрофних і гетеротрофних ланок. Науку про біогеоценози називають **біогеоценологією**.

Вона вивчає біоценотичні процеси, які відбуваються в кожному конкретному біогеоценозі (екосистемі), зокрема продуктивність, обмін речовиною та енергією. Положення В.М. Сукачова про те, що обмін речовиною і енергією є такою ж характерною властивістю біогеоценозу, як і склад рослин і тварин, а також специфіка взаємозв'язків і взаємодії між ними має принципове значення, оскільки саме участь усіх взаємодіючих організмів у речовинно-енергетичному обміні функціонально об'єднує їх в єдину систему, яка включає їх та абіотичне середовище. Однак, структура біогеоценозу, тобто склад утворюючих його видів, властивості кожного середовища і особливості взаємодії між ними, визначають специфіку речовинно-енергетичного обміну. Біоценологію (синекологію) від біогеоценології відрізняє передусім те, що остання включає як складову частину досліджуваної системи абіотичний комплекс, біоценологія ж вивчає лише сукупність організмів. Важливою характеристикою екосистем є розмаїття видового складу.

Вчені виявили деякі закономірності в існуванні екосистем різного рівня:

♣ Чим різноманітніші умови біотопів у межах екосистеми, тим більше видів містить відповідний біоценоз. Яскравим прикладом є тропічні ліси, де живе більшість існуючих видів тварин і рослинності.

♣ Чим більше видів містить екосистема, тим менше особин нараховують відповідні видові популяції. Так, у системах із малою видовою розмаїттю (пустелі, степу, тундри)

деякі популяції досягають великої чисельності, а в тропічних лісах популяції, зазвичай, нечисельні.

♣ Чим більша розмаїтість біоценозу, тим більша екологічна стійкість екосистеми. Так, екосистема моря стійкіша за екосистему озера, тому що її населяють різноманітні види тварин, а рослинний світ її надзвичайно багатий.

♣ Експлуатовані людиною системи, що представлені одним видом або дуже малим їх числом (агроценози з землеробськими монокультурами), нестійкі за своєю природою і не можуть самопідтримуватися. Тому людям слід бути особливо дбайливими щодо таких екосистем.

♣ Жодна частина екосистеми не може існувати без іншої. Якщо з якоїсь причини відбувається порушення структури екосистеми, зникає група організмів, вид, то все угруповання може дуже змінитися або навіть зруйнуватися.

7.2. Властивості екосистем

Екологічним системам притаманні такі властивості:

- цілісність (відокремленість, автономність) означає певну замкненість сукупності компонентів, які складають екологічну систему – функціональність(цілеспрямованість) визначає мету існування екосистеми

- продуктивність – властивість виробляти певну продукцію згідно мети екосистеми

- енергоспроможність – властивість екологічної системи сприймати, переробляти, засвоювати зовнішню енергію. а також віддавати її за межі системи

- емерджентність – здатність екосистеми отримувати нові, по відношенню до складових системи, властивості.

- самоорганізованість – здатність екосистеми пристосовуватися до змін зовнішнього середовища в певних межах, зберігати структуру й функціональні властивості, тобто життєдіяльність в умовах довкілля, чинити опір зовнішньому впливові.

- відкритість – ієрархічність (багаторівневість).

7.3. Класифікація та компоненти екосистеми

Біосфера, як глобальна екосистема, складається з наземних і водних екосистем. Кожний тип екосистем характеризується певними угрупованнями рослин і тварин, що адаптуються до умов навколишнього середовища. В екології екосистеми класифікують у відповідності до схожості їх структури. Наземні екосистеми або біоми. Найголовнішим фактором, що визначає види та чисельність рослин і тварин в наземних екосистемах, є клімат. Клімат – це усереднені коженденні погодні умови за довгий період часу (звичайно за 30 років) для певної території Землі.

Виділяють три основних типи великих наземних екосистем: ліс, степ і пустеля. Основною характеристикою, що визначає приналежність екосистеми до одного з цих типів, є середньорічна кількість опадів та видовий склад рослинності. Для лісових екосистем кількість опадів є найбільшою і звичайно перевищує 75 см на рік.

Степові екосистеми знаходяться у регіонах, де середньорічна кількість опадів коливається від 25 до 75 см, а пустелі займають бідні на опади території - менше ніж 25 см на рік. Кількість опадів разом із середньою річною температурою призводять до подальшої типізації лісів, степів та пустель на : тропічні, помірні та полярні. Полярний степ називають тундрою, тропічну степ – саваною, північний хвойний ліс - тайгою, тропічний вологий ліс – гілеєю.

Існують різноманітні підходи до класифікації екосистем.

1. По розміру мікроекосистеми (калюжа, ставок), мезоекосистеми (ліс, озеро), макроекосистеми (континент, океан). континентальні екосистеми, глобальна екосистема – біосфера.

2. По ландшафту: північні хвойні ліси, тундра, листяні ліси, тропічні ліси вологі, тропічні ліси сухі, прерії, савани, пустині, вічнозелені чагарники, гірські ліси (указані тільки континентальні екосистеми, водянї не указані).

3. По енергії:

1. Природні екосистеми, рухомі енергією Сонця, несубсидовані іншими видами енергії;

2. Природні екосистеми, рухомі енергією Сонця, субсидовані іншими джерелами природної енергії (вітер, дощ, та ін.);

3. Екосистеми рухомі енергією Сонця і субсидовані додатковою енергією людиною (це агроекосистеми);

4. Індустріально-міські екосистеми, рухомі енергією палива (копальневим, ядерним).

4. Залежно від роду діяльності людини антропогенні екосистеми поділяють на:

1) промислові (екосистеми металургійного заводу, харчового виробництва та ін.);

2) сільськогосподарські (агроценози, птахофабрики, тваринницькі ферми та ін.);

3) міські екосистеми – урбоекосистеми (екосистеми комунального господарства, житлового будинку та ін.).

Раніше від інших були створені людиною сільськогосподарські екосистеми з метою забезпечення її потреб у продуктах харчування. Агроценози (грец. «агрос» – поле і «ценоз» – загальний) – це ценози, що утворюються і підтримуються людиною завдяки розробленій нею системі агротехнічних та агрохімічних заходів. Вони характеризуються видовою бідністю і одноманітністю, що обумовлює слабку стійкість агроценозів, збільшення кількості шкідників і бур'янів. Без постійного втручання людини вони руйнуються і зникають.

Агроценози характеризуються високою продуктивністю одного або кількох видів рослин і тварин і постачають люду до 90% продуктів харчування. Компоненти екосистеми, закони формування її структури.

З біологічної точки зору в складі екосистем виділяють такі компоненти:

1. Неорганічні речовини (кисень, азот, вуглекислий газ, вода, фосфор, вуглець і ін.), що вступають у кругообіги;

2. Органічні сполуки (вивірки, вуглеводи, ліпіди та ін.);

3. Повітряне, водяне і субстрактне середовище, яке включає кліматичний режим і інші фізичні чинники;

4. Продуценти – автотрофі (тобто ті, що харчуються самостійно) живі організми, в основному зелені рослини, що

можуть створювати біомасу з простих хімічних елементів шляхом фотосинтезу;

5. Макроконсументи – гетеротрофні (ті, що харчуються не самостійно) організми, в основному, це тварини (фаготрофи);

6. Мікроконсументи або редуценти – гетеротрофні організми (бактерії, грибки ...), що одержують енергію або при розкладанні мертвих тканин продуцентів або макроконсументів, або шляхом поглинання розчиненої органічної речовини (ці організми ще називаються сапротрофами).

У функціональному плані виділяють такі компоненти:

1. Потоки енергії;
2. Кругообіги речовини;
3. Живі організми;
4. Керуючі ланцюги зворотних зв'язків;
5. Інформаційні потоки.

Компоненти екосистеми знаходяться у визначених взаємозв'язках і взаємодії, що і являє собою структуру екосистеми. Структура зв'язує компоненти системи, надаючи їм спільність і цілісність. Стійкість взаємозв'язків і взаємодії компонентів, тобто структура, перешкоджає постійній зміні компонентів, утримуючи ці зміни у визначених межах, і зберігаючи екосистему від розпаду. У структурному плані екосистеми можуть ділитися на підсистеми і блоки, що грають роль «цеглинок».

У число структурних елементів входять популяції, консорції (сукупність різнорідних організмів, тісно пов'язаних між собою і залежних від центрального члена співтовариства, екологічно і просторово відособлена частина фітоценозу, що складається з рослин однієї або декількох близьких життєвих форм), яруси рослинності. Бувають екосистеми: – монодомінантні – екосистеми з одним основним видом продуцента (монокультура); – олігодомінантні – екосистеми з декількома основними видами продуцентів і консументів (у поняття варто було б включити і редуцентів); – полідомінантні – екосистеми у котрих немає чіткої переваги невеличкого числа видів над іншими.

Ці екосистеми багаті розмаїтістю живих організмів, вони

ще називаються бездомінантними. Чим же визначаються межі різноманіття екосистем? Чому в різних регіонах вони так сильно відрізняються по складу і багатству видів? У результаті чого видове багатство вищих рослин, наприклад, на арктичних островах не перевищує 50–100 видів на 100 кв. км, а в тропіках на такій же площі можна виявити більше 1000 видів?

Це пов'язано, по-перше, з дією лімітуючих чинників, насамперед кліматичних, вони визначають, які саме види найкраще пристосовані до існування в тих або інших умовах, а по-друге, із дією принципу екологогеографічного максимуму видів. Відповідно до цього принципу – для нормального функціонування будь-якої екосистеми в ній повинно існувати стільки і таких видів, скільки і яких необхідно для максимального використання енергії яка надходить і забезпечення кругообігу речовини.

7.4. Продукційний процес. Біологічна продуктивність екосистем

Усі екологічні системи від екосистем до біосфери відрізняються присутністю живої речовини.

Постійна присутність живої матерії в екосистемах забезпечується безперервним процесом оновлення живої речовини, її синтезом. Процес продукування живої речовини, що здійснюється в ході живлення, є центральною екосистемною функцією життя. Її прийнято називати біологічною продуктивністю. У біологічній продуктивності беруть участь усі живі організми, і цим вони роблять свій внесок у підтримку існування біосфери.

Мірою біологічної продуктивності слугує величина продукції біомаси, яка створюється за одиницю часу, віднесеної до одиниці площі або об'єму простору (м та м). В екології розрізняють первинну та вторинну продукцію. Первинна продукція – це частина живої речовини, яка створюється завдяки діяльності організмів з автотрофним типом живлення.

У межах первинної продукції розрізняють валову та чисту продукцію. Валовою продукцією називають масу органічної речовини, яка утворюється при фотосинтезі або хемосинтезі.

Але, природно, якась частина первинної продукції витрачається на дихання. Залишок органічних речовин після цих витрат і складає чисту продукцію.

Різниця між валовою та чистою продукцією досить велика, чиста продукція складає 40–80% валової продукції. Вторинна продукція завжди нижча, ніж первинна, оскільки: – не вся первинна продукція з’їдається гетеротрофними організмами, частина її накопичується у ґрунті в формі гумусу (до речі, кам’яне вугілля – це також залишок мінералізованої біомаси, яка створена автотрофними організмами); – гетеротрофи не можуть забезпечити 100% перетворення первинної продукції на вторинну згідно з законом екологічної піраміди.

Необхідно розрізнити первинну продукцію – органічна маса, створена рослинами за одиницю часу, і первинну продуктивність – швидкість з якою автотрофи (продуценти) в процесі фотосинтезу зв’язують енергію і запасують її в формі органічної речовини. Консументи, які споживають первинну продукцію, утворюють свою біомасу.

Для позначення біомаси і швидкості її утворення консументами застосовуються терміни: «вторинна продукція», тобто продукція гетеротрофних організмів, і «вторинна продуктивність», тобто, швидкість утворення продукції гетеротрофами. Генетичні фактори продуктивності. У всіх живих організмів рівень біопродуктивності чітко зумовлений їхньою видовою належністю і, відповідно, контролюється генотипом. Генотип визначає й іншу властивість живих організмів, що впливає на планетарне накопичення біомаси, – темпи розмноження.

У результаті продукція, що створюється тим чи іншим живим організмом, залежить від двох факторів:

- а) інтенсивності біопродукційного процесу;
- б) темпів розмноження.

Обидва ці фактори мають генетичну зумовленість. У тих випадках, коли рівень біопродукційного процесу досить високий, він визначає запаси біомаси, які створюються даним організмом. У мікроскопічних організмів при їх мікроскопічних розмірах тіла накопичення біомаси цілком визначається

темпами розмноження.

Окремі акти розмноження бактерій та інших мікроорганізмів у сприятливих умовах можуть відбуватися кожні 30–60 хвилин. Теоретично це означає, що вже протягом кількох років мікроорганізми змогли б сформувати біомасу розміром із Земну кулю. Однак цього не спостерігається, оскільки швидкість розмноження мікроорганізмів обмежена великою кількістю зовнішніх факторів і, перш за все, нестачею органічної речовини для живлення. Тому в сучасній біосфері Землі сумарна біомаса мікроорганізмів невелика. Найбільша її частина зосереджена у ґрунті. У вищих зелених рослин продукування біомаси коливається в дуже широких межах. Це пов'язано з розмірами їхнього тіла.

Особини ряски, наприклад, мають масу всього декілька грамів, а маса найбільшого на нашій планеті дерева секвої гігантської, що росте в Каліфорнії (США), становить приблизно 2 тисячі тонн. Дослідження селекціонерів та тисячолітній досвід ведення сільського господарства показали, що як у рослин, так і у тварин продукція дійсно контролюється генетично, але спеціального «гену врожайності» немає. Здатність формування біомаси визначається генотипом в цілому. Незалежні набори генів впливають на морфологічні, фізіологічні та біохімічні параметри, що контролюють процес накопичення біомаси.

У світі живих істот діє загальна закономірність: чим більший розмір біомаси особини певного виду рослини чи тварини, тим нижчий темп розмноження та менша кількість потомства продукується за один акт репродукції.

Природа немовби контролює продукційний процес, не допускаючи перевиробництва біомаси одного виду та сприяючи збільшенню біомаси різних видів. Однак окремі рослини та тварини відрізняються високим рівнем біопродукції. Найчастіше це пов'язано з явищем поліплоїдії.

Поліплоїдія – це природне чи штучне збільшення числа хромосом у ядрах. Найбільш характерна вона для рослин, але спостерігається й у тварин, зокрема вона властива дощовим черв'якам.

Особини поліплоїдіє відрізняються великими розмірами і

мають підвищену стійкість до несприятливих факторів. У сільському господарстві у зв'язку з цим ведеться цілеспрямована робота щодо створення поліплоїдів з максимальною продуктивністю. Біопродукція в різних біомах. Принцип лімітування біопродукції. Біологічна продуктивність – це відтворення біомаси рослин, тварин і мікроорганізмів, які входять до складу біогеоценозу. Відтворення біомаси видових популяцій рослин і тварин протікає з певною швидкістю, тому біологічна продуктивність може бути виражена продукцією за сезон, за рік, за декілька років чи інші одиниці часу. Для наземних і донних організмів вона визначається кількістю біомаси на одиницю площі, а для планктонних і ґрунтових – на одиницю об'єму.

Отже, біологічна продуктивність є відтворенням біомаси на 1 м площі (чи в 1 м об'єму) за одиницю часу і виражається частіше всього в грамах вуглецю чи сухої органічної речовини. Біологічну продуктивність не можна змішувати з біомасою. Так, планктонні водорості на одиницю площі синтезують за рік стільки ж органічної речовини, скільки і високопродуктивні ліси, однак, біомаса останніх у сотні тисяч разів більша. Особливості навколишнього середовища і, в першу чергу, режим абіотичних факторів помітно впливають на процес синтезу органічної речовини автотрофними та гетеротрофними організмами. Загальна зумовленість біопродукції екологічними факторами підпорядковується закону толерантності.

Відповідно до цього закону в амплітуді дії того чи іншого фактора є зона оптимуму, в межах якої біопродукція максимальна, та дві зони песимуму, в області яких формування біопродуктивності гальмується або нестачею даного ресурсу, або його надлишком.

Основні класи екосистеми за біопродуктивністю, г/м² за рік (за Р.У. Штекером):

- екосистеми найвищої продуктивності (тропічні вологі ліси) – 2000–3000;
- екосистеми високої продуктивності (листяні ліси помірної зони та луки);
- 1000–2000 – екосистеми помірної продуктивності (степи

та чагарники);

– 250–1000 – екосистеми низької продуктивності (пустелі, напівпустелі, тундра);

– 250.

У сукупності ресурси та умови, що сприяють можливості отримання біологічної продукції від живих організмів, розуміють як родючість природного угіддя.

Розрізняють природну родючість як вихідну потенційну продуктивність угіддя, тобто ділянки суходолу або водойми, та економічну родючість як реальну кількість біологічної продукції, яку можна отримати від даного угіддя. Природна родючість є базовою властивістю будь-якої природної екосистеми.

Отримання продукції за рахунок природної родючості безвитратне. Витрати необхідні тільки для збору біомаси та її доставлення в потрібне місце. Економічна родючість – поняття більш складне. Воно включає в себе співвідношення між біомасою, що отримується, і витратами матеріалів, енергії та праці на її отримання. Економічна родючість може бути від'ємною величиною, коли вартість сукупних витрат перевищує вартість біопродукції. При цьому «вартість» розуміється у грошовому вираженні, але можливе її вираження у формі енергетичних одиниць.

Біомаса стабільних угруповань, де кругообігом речовин в стані рівноваги, залишається відносно постійною тому, що практично вся первинна продукція витрачається в ланцюгах живлення і розкладання. Екосистеми відрізняються за швидкістю створення і витрачання первинної і вторинної продукції. Але всі вони підпорядковуються закону співвідношення кількості первинної і вторинної продукції. Цей закон називається правилом піраміди продукції. На кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси, яка створюється за одиницю часу, більша, ніж на наступному. В більшості наземних екосистем діє також правило піраміди біомас, тобто сумарна маса рослин більша, ніж маса фітофагів і травоядних, а маса останніх більша, ніж маса всіх хижаків. 10 Знання законів продуктивності екосистем має велике практичне

значення.

Воно дає можливість наукового обґрунтування кількості продукції, яку людина може використовувати для власних потреб, не завдаючи шкоди природним системам.

7.5. Основні екосистеми світу

Загальна площа поверхні Землі складає 510 млн км², з них 70%, – Світовий океан, суходіл – 150 млн км², в тому числі: гори – 30%, пустелі – 50%, савани і рідколісся – 30%, льодовики – 10%, і тільки 10% території суходолу займають сільськогосподарські угіддя. Треба враховувати і той фактор, що сонячна енергія по поверхні Землі розподіляється нерівномірно, її визначає географічне положення, рівень над морем. Лісові екосистеми.

У лісах планети налічуються тисячі видів дерев, кущів, ліан. Під пологом лісу розміщена трава, мох, лишайник, плауни, хвощі, папоротник, гриби, підлісок, мікроорганізми, Щорічно в процесі фотосинтезу ліс дає мільярди тонн органічної речовини, відтворюються кислоти, смоли, вітаміни, цукор, фітонциди, з лісової сировини отримують 200 тис. найменувань різної продукції.

Існує шість зональних типів лісу: шпилькові, змішані, вологі, екваторіальні, тропічні, ліс сухих зон. Шпилькові (хвойні) ліси холодної зони розташовані в північній півкулі та в зоні тайги: ялина європейська і сибірська, сосна звичайна, модрина, кедр, ялиця. Мішані ліси помірної зони розміщені в середній широті північної півкулі – шпильково-широколисті, широколисті та ліси лісостепу (бук, дуб, горіх, каштан, липа, клен, береза, сосна, кедр, ялиця, модрина, туя, дугласія). Це ліси, які найбільш інтенсивно експлуатуються. Вологі ліси теплого помірного клімату трапляються в обох півкулях і в межах субтропічного поясу.

Це – соснові ліси США, бук, ясен, горіх, тюльпанне дерево, паперове дерево, евкаліпт. Екваторіальні дощові ліси (червоне дерево, кедр, бальса, зелене дерево, лімбо, ірокс тощо) ростуть у тропічних районах з інтенсивними опадами. Ці ліси безжалюно вирубуються для потреб меблевого виробництва.

Тропічні вологі листопадні ліси – це мусонні тропічні ліси Індії, Південної Америки з такими породами, як тик, трояндове дерево, червоне і чорне дерево, ангельське дерево. Ліс сухих зон – це субтропічні шпилькові і листяні дерева та чагарники в сухих субтропіках. Найхарактерніші ліси Середземномор'я. Екологічна цінність лісу в першу чергу в тому, що він є регулятором водного режиму. Зрозумілим стає, чому стік води в Світовий океан щороку катастрофічно збільшується.

Ліс – відновлювач Оксигену. Він дає атмосфері 6 % Оксигену. Це – легені Землі, які очищають повітря від пилу та інших шкідливих елементів антропогенного походження. Ліс регулює інтенсивність сніготанення і рівень води в ріках, стабілізує склад атмосфери, знижує швидкість вітру, зберігає 11 флору і фауну, мікроорганізми, виділяє фітонциди, оздоровлює довкілля, поглинає шум, має рекреаційне значення. Степи розташовані переважно у рівнинній місцевості з нерегулярними опадами, періодичною засухою та виникаючими час від часу природними пожежами (у тропічних та помірних степах). Загальною рисою степів є досить інтенсивний трав'яний покрив з рідкими чагарниками і іноді деревами. Степи є природними екосистемами з середньою біопродуктивністю – від 0,25 до 1/2 кг/м за рік. Тропічні степи, або савани живлять різні види досить великих рослинно- і трав'яних тварин. Деякі з цих тварин, а також їх хижаки, швидко зникають (за винятком заповідних зон) як результат розвитку землеробства, полювання та іншої діяльності людей.

Прикладом степових екосистем помірної зони є степи центральної Європи, Сибіру, прерії заходу Сполучених Штатів Америки та Канади, пампаси Південної Америки, південноафриканські вельди. Степи помірної зони найбільше потерпають від розвитку на цих територіях сільського господарства, в т.ч. землеробства.

Пустелі займають приблизно третю частину суходолу планети. Багато великих пустель світу розташовано поблизу тридцятиградусних широт на південь і північ від екватору. Всі пустелі характеризуються невеликою кількістю рослинності, незалежно від середньої температури, кількості сонячного

світла, наявності поживних речовин у ґрунті.

Через бідний на поживні речовини ґрунт, повільну швидкість росту рослин та нестачу води пустелі є уразливими біомами, і тому будь-яка діяльність людей, наприклад автораллі, пошкоджує і без того бідну рослинність і порушує природну екосистему. Пасовища і сінокоси – це кормові угіддя, що складають 60% сільськогосподарських угідь, і їхня площа перевищує площу ріллі. За експертними оцінками, щорічно можна отримати 70 млн тонн сіна на природних сінокосах, а на пасовищах – 126 млн тонн. А фактично сіна збирають лише 20% від потенційно можливого обсягу.

Продуктивність кормових ресурсів сінокосів і пасовищ складає 20–30 центнерів на га. Найкращі сінокоси – в заплавах рік, в річкових долинах. Проте у злакових сінокосах площа різко знижується за рахунок ріллі, сільськогосподарських угідь під злакові. **Агробіоценози (агроекосистеми)** – поле, штучні пасовища, городи, сади, виноградники, плантації горіха, ягідники, квітники, лісопаркові смуги.

Основа агробіогеоценозу – це штучний фітоценоз, якість якого залежить від умов середовища, ґрунту, вологи, мікроорганізмів. Агробіогеоценоз – це 10% суходолу. Його площа становить 1,2 млн га, які дають людині 90% продуктів харчування. Без людської праці і агротехніки вони існують лише один рік, а зернові й овочеві, ягідники – 3–4 роки, плодові культури – 20 років, маючи потенційні можливості високої продуктивності. Проте це залежить від культури землеробства. Водні екосистеми. Основними факторами, що визначають види і чисельність організмів у водних екосистемах, є такі: солоність води, кількість розчиненого кисню, глибина проникнення сонячного світла і температура. Лімітуючим фактором для розвитку тих чи інших видів рослин і тварин є солоність води.

В залежності від рівня солоності води, тобто концентрації в воді розчинених солей, переважно хлориду натрію, водні екосистеми поділяють на два основних класи: 1) прісноводні екосистеми і 2) морські екосистеми. Прісноводні екосистеми характеризуються низькою солоністю води, переважно до 1 г/л солей, і складаються з водних об'єктів з текучою водою –

водотоків (річки, струмки) або об'єктів зі стоячою водою (озера, ставки, водосховища, болота).

Озерами називають великі природні водойми зі стоячою водою, які утворилися в земних западинах як результат опадів, поверхневого стоку або стоку підземних вод. Озера звичайно складаються з чотирьох окремих зон за глибиною, які забезпечують різноманітні екологічні ніші для різних видів рослин і тварин. Озера поділяються на такі основні типи: евтрофні, оліготрофні та мезотрофні.

Озера з високим вмістом біогенних речовин у воді і, як результат, підвищеним рівнем біологічної продуктивності, називають евтрофними. Такі озера звичайно є мілкими, з мутною теплою водою, збагаченою фіто- і зоопланктоном. Вони населені різними видами риб. Оліготрофні озера характеризуються низьким вмістом біогенних речовин і невисокою біопродуктивністю. Вони звичайно глибокі, мають кришталеву чисту воду з низькою температурою. Озера, що займають проміжне місце між цими двома типами, називають мезотрофними.

Ставки – це невеликі, мілкі, найчастіше штучно створені прісноводні об'єкти. Їх використовують звичайно для водопою тварин або рибогосподарських цілей. Оскільки через невелику глибину води в ставках процес фотосинтезу відбувається в усій товщі води, у літній період ставки вкриваються рослинністю, вода замулюється масою водоростей і в ній інтенсивно розвиваються різні види водної фауни. Ставки швидко забруднюються змивами і скидами з прилеглих територій, і тому потребують періодичного очищення і контролю.

Водосховищами називають великі, досить глибокі, штучно створенні водойми стоячої прісної води. Часто їх будують в комплексі з греблями з метою збереження води. Як екосистеми, водосховища мають деякі спільні риси з озерами відповідної глибини. Але, на відміну від озер, об'єм води, який містить водосховище, визначається його призначенням: як гідроенергетичного об'єкту, як джерело водопостачання або для зрошення.

Болота (wetlands) – затоплені водою (постійно або частину

року) землі. Болота іноді відносять до наземних екосистем або виділяють в окремий тип екосистем, поряд з прибережними зонами, що затоплені морською водою, в зв'язку з їх специфічністю і важливими екологічними функціями.

Річки та струмки – сформовані природою прісноводні поверхневі водойми з текучою водою. Відносно невеликі струмки (або малі річки) вливаються в більш широкі і глибокі річки, які в свою чергу впадають в моря (океани) і, іноді, в озера.

Велика річка, що впадає в море (океан, озера), разом з усіма її притоками та іншими малими річками, струмками, що впадають в ці притоки, утворює водозбірний басейн. Видовий склад та чисельність організмів в річкових екосистемах змінюється в межах кожного водозбірного басейну в залежності від висотного положення, швидкості течії, температури води.

Морські екосистеми, до яких відносяться океани, естуарії, прибережні зони, коралові рифи, характеризуються високою і надто високою солоністю води (до 35–42 г/л солей).

Океани грають ключову роль у збереженні життя на Землі. Близько 97% води планети зосереджено в океанах. Як приймачі всіх поверхневих вод, океани розріджують відходи людської діяльності до менш небезпечних рівнів. Вони перерозподіляють сонячне тепло шляхом циркуляції і випаровування, як частини гідрологічного циклу, а також відіграють важливу роль в інших біогеохімічних циклах.

Це гігантське сховище розчиненого кисню, діоксиду вуглецю, що допомагає регулювати склад повітря і температуру атмосфери. Океани забезпечують екологічні ніші для 250000 видів морських рослин і тварин, які є їжею для багатьох наземних організмів, включаючи людей, а також служать джерелами заліза, фосфатів, нафти, природного газу і багатьох інших ресурсів, що використовуються людьми. Кожен океан може бути поділений на дві основні зони: прибережну зону і відкритий океан.

Прибережна зона – це відносно мілка, тепла і збагачена на поживні речовини зона, яка займає поверхню від урізу води до межі континентального шельфу. Вона становить менше ніж 10%

загальної поверхні океанів, але містить 90% всього рослинного і тваринного життя океану.

В цій зоні відбувається і найбільш інтенсивна господарська діяльність людей, перш за все рибальство. Прибережні зони океанів в теплих тропічних і субтропічних широтах часто містять коралові рифи, що в основному складаються з карбонату кальцію, який продукують фото синтезуючі водорості і невеликі коралові тварини.

Коралові рифи підтримують життя якнайменше третини всіх видів морських риб, а також багатьох інших морських організмів. Естуарії розташовані впродовж берегової лінії океанів в місцях впадання річок в моря чи океани. Вони визначаються як ділянки, які є перехідними зонами між поверхневими водами суші та морями.

В екологічному відношенні естуарії є перехідними зонами життя прісноводних і морських угруповань гідробіонтів. Вони населені організмами, які потребують меншої солоності води, ніж організми відкритого океану. Відкритий океан. Різке збільшення глибини води на краю континентального шельфу визначає відділення прибережної зони від відкритого моря. Ця морська зона становить близько 90% загальної поверхні океану, але містить менше 10% його рослин і тварин.

Первинна біопродуктивність цієї зони, разом з пустелями і арктичною тундрою, є 14 найнижчою серед екосистем Землі, тому що сонячне світло проникає тільки у поверхневий шар морської води, а поживні речовини сконцентровані на дні океану, тобто на великій глибині.

Умовно існує три вертикальних зони життя відкритого океану. Близько 98% видового складу живих організмів океану (переважно бактерій-редуцентів) зосереджено в третій, найбільш глибокій зоні. За відсутністю сонячного світла деякі з організмів виживають за рахунок процесів хемосинтезу. В свою чергу, на великій глибині, 10 км і більше, бактерії підтримують життя деяких видів тварин, що мають в цих умовах аномально великі розміри (черв'яки, моллюски, краби та інші). Встановлено, що середня біологічна продуктивність всіх екосистем Землі становить 0,3 кг/м за рік, тобто на нашій планеті за площею

переважають низькопродуктивні екосистеми пустель і відкритих океанів.

7.6. Загальні принципи стійкості екосистем та їх саморегуляція

У 1884 році французький хімік А. Ле Шательє сформулював принцип (пізніше він отримав ім'я вченого), відповідно до якого будь-які зовнішні впливи, що виводять систему зі стану рівноваги, викликають у цій системі процеси, що намагаються послабити зовнішній вплив та повернути систему в початковий рівноважний стан. спочатку вважалося, що принцип Ле Шательє можна застосовувати і до простих фізичних та хімічних систем. Пізніше дослідження показали, принцип Ле Шательє можна застосувати і до таких великих систем як популяції, екосистеми і навіть до біосфери. Так, наприклад, принципу Ле Шательє підпорядковується екосистема Світового океану.

Його біота поглинає до половини вуглекислого газу атмосфери і тим компенсує підвищене надходження антропогенного вуглекислого газу. Але біота суходолу вже виведена зі стану, коли вона підпорядковувалася цьому принципу, і в наш час наземні екосистеми в сумі виділяють більше вуглекислого газу, ніж в доантропогенну еру. Стійкість організмів, популяцій або екосистем проявляється у самому факті їхнього існування протягом тривалого часу. Але біосистеми не існують вічно.

Смерть окремих особин і вимирання видів є природним процесом. У ході еволюції, коли певні види вимирають та їм на зміну приходять інші, більш пристосовані до умов існування, видове різноманіття біосфери зростає. Інша справа, коли вимирання організмів та руйнування екосистем іноді стають наслідком катастрофічних природних або антропогенних порушень (виверження вулканів, повені і т.п.).

Іноді популяції та види знищуються людиною безпосередньо, а можуть знищуватися опосередковано, коли під впливом антропогенної діяльності середовище змінюється таким чином, що стає повністю непридатним для існування

будь-якого організму.

Таке опосередковане знищення біологічного різноманіття людиною в сучасну епоху є основним. Заборона мисливства, наприклад, не спасає від вимирання сокола-сапсана тоді, коли повністю зруйновані його місця проживання та знищена природна кормова база.

Для оцінки стійкості екосистем та біосфери щодо природних катастроф та антропогенних порушень слід застосувати поняття про екологічний резерв екосистеми, що було введено Ю. А. Израелем (1989). Екологічний резерв екосистеми – це різниця між гранично допустимим відхиленням та фактичним станом екосистеми. Вона вказує на розміри тієї буферної зони, в межах якої можливі зміни, що не руйнують екосистему.

У ході еволюції, коли певні види організмів вимирають та їм на зміну приходять інші, більш пристосовані до умов існування, видове різноманіття екосистем і біосфери в цілому зростає. Стійкість екосистем в значній мірі пов'язана з рівнем їхньої еволюційної просунутості. Існує думка, що еволюційно більш молоді та прогресивні екосистеми складної організації зі значними ресурсами питомої вільної енергії мають підвищену стійкість. Знижується стійкість екосистеми при спрощенні їхньої структури. В основі стійкості екосистем і біосфери в цілому лежить широкий комплекс механізмів та їх структурних особливостей. **Головний фактор стійкості екосистем** – це наявність в ній живої матерії. Саме вона визначає перевагу синтезу та структурування над процесами розпаду. Надає стійкості екосистемі різноманітність форм життя. Стійкість екосистем залежить від стійкості організмів та популяцій, які до неї входять.

Стійкість організмів та популяцій проявляється у їх здатності до самопідтримки та збереження в умовах несприятливих зовнішніх впливів. Основою стійкості живих організмів є їх здатність до адаптації.

Адаптація може бути визначена як відповідність між організмом та його середовищем. В епоху глобального антропогенезу особливо важливе значення отримала стійкість

живих істот до різного роду хімічних речовин, які в природному середовищі відсутні. Звісно отрута є і в природі, але живі організми вже давно та поступово адаптувалися до них. Інша справа з ксенобіотиками. Так називають хімічні сполуки, що є прямим чи опосередкованим наслідком господарської діяльності людини та які не можуть бути використані живими організмами для отримання енергії або побудови свого тіла. Число таких ксенобіотиків величезне.

Проте за рахунок переадаптації живі організми здатні протистояти їхньому шкідливому впливу.

На рівні організму в усіх живих істот є декілька способів захисту від ксенобіотиків:

а) у людини є розумова діяльність, що дозволяє розпізнати ксенобіотики та уникати їх;

б) у всіх тварин та людей є гормональна система, що розпізнає ксенобіотики, які вже потрапили до організму;

в) на рівні клітин у рослин та тварин є мембранні бар'єрні механізми, що запобігають проникненню ксенобіотиків у середину клітини;

г) усі живі організми мають ферменти, здатні руйнувати більшість ксенобіотиків;

д) у тілі живих організмів є депо, куди направляються шкідливі речовини для запобігання впливу на активний обмін речовин;

е) у ряді випадків рослини та тварини мають внутрішньоклітинні та тканинні транспортні системи виведення ксенобіотиків з організму.

Рекомендована література

1. Дідух Я. П. Популяційна екологія. Київ : Фітосоціоцентр, 1998. 199 с.
2. Мусієнко, М. М. Екологія рослин : підручник. Київ : Либідь, 2006. 432 с.
3. Екологія : підручник для студентів вищих навчальних закладів / кол. авторів ; за заг. ред. О. Є. Пахомова. Харків : Фоліо, 2014. 666 с.
4. Хлус Л. М., Чередарик М. І. Популяційна екологія тварин : навч. посіб. Чернівці : Рута, 2000. 96 с.
5. Царик Й. В. Популяційна екологія. Керування популяціями. Львів : Вид-во центр ЛНУ імені Івана Франка, 2005. 100 с.
6. Колесник А. В. Популяційна біологія : методичні вказівки для самостійної роботи студентів Ужгород, 2014. 39 с.
7. Омельковець Я. А., Степанюка Я. В. Популяційна біологія : методичні рекомендації до лабораторних робіт. Луцьк : Волин. нац. ун-т. ім. Лесі Українки, 2009. 44 с.
8. Хлус Л. М., Чередарик М. І. Популяційна екологія тварин : навч. посіб. Чернівці : Рута, 2000. 96 с.
9. Neal D. Introduction to population biology. Cambridge : Cambridge University Press, 2004. 395 p.
10. Статистичний щорічник Рівненської області за 2021 рік. Рівне, 2022. 503 с.
11. Стеценко С. Г., Швець В. Г. Статистика населення : підручник. Київ : Вища школа, 2003. 463 с.



Co-funded by
the European Union



National University of Water
and Environmental
Engineering

Навчальне видання

*Буднік Зінаїда Миколаївна
Варжель Ольга Валентинівна*

ПОПУЛЯЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ. Конспект лекцій

Навчально-методичний посібник

Технічний редактор

Галина Сімчук

*Видавець і виготовлювач
Національний університет
водного господарства та природокористування
вул. Соборна, 11, м. Рівне, 33028.*

*Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи до
державного реєстру видавців, виготівників і розповсюджувачів
видавничої продукції РВ № 31 від 26.04.2005 р.*